DER EINFLUSS DES TREMATODEN SCHISTOSOMA MANSONI AUF KOEXISTENZ UND UNTERDRÜCKUNG ZWISCHEN ZWEI BRASILIANISCHEN BIOMPHALARIA-ARTEN (GASTROPODA, PLANORBIDAE) MIT UNTERSCHIEDLICHER ZWISCHENWIRTS-EIGNUNG

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

BARBARA VAN DEN BOOM-ORT
aus Schoost/Friesland
1987

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

BARBARA VAN DEN BOSSCHE
aus Schoorl/Friesland

1987

DER EINFLUSS DES TREMATODEN SCHISTOSOMA MANSONI AUF KOEXISTENZ UND UNTERDRÜCKUNG ZWISCHEN ZWEI BRASILIANISCHEN BIOMPHALARIA-ARTEN (GASTROPODA, PLANORBIDAE) MIT UNTERSCHIEDLICHER ZWISCHENWIRTS-EIGNUNG

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von

BARBARA VAN DEN BOOM-ORT
aus Schoost/Friesland

1987

Tag der mündlichen Prüfung: 25. Juni 1987

Dekan: Prof.Dr.W. Engels
1. Berichterstatter: Priv.-Doz.Dr.C. Meier-Brook
2. Berichterstatter: Prof.Dr.K. Wöhrmann

Für Millie

DANKSAGUNG

Ich danke Herrn Prof.Dr. W. Höfler für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes am Tropenmedizinischen Institut der Universität Tübingen.

Besonderer Dank gilt Herrn Dr. C. Meier-Brook für die Überlassung des Themas, die Betreuung meiner Arbeit, sowie die hilfreichen und anregenden Diskussionen.

Frau Karin Schärfe und Frau Ulrike Müller möchte ich für ihre Unterstützung danken.

INHALTSVERZEICHNIS

1.	Einleitung	1
2.	Material und Methoden	4
2.1.	Verwendete Schnecken	4
2.2.	Haltungs- und Versuchsbedingungen	4
2.3.	*Schistosoma mansoni*-Zyklus und Miracidiengewinnung	5
2.4.	Versuchsreihe I: Penetration und Infektiosität der Miracidien	6
2.4.1.	Versuch 1: Penetrationsverhalten in den ersten 20 Minuten	6
2.4.2.	Versuch 2: Zeitlicher Verlauf der Penetration	7
2.4.3.	Versuch 3: Dosisabhängige Infektionsraten und Mortalität	8
2.4.4.	Versuch 4: Infektionsraten und Mortalität bei Masseninfektion	8
2.4.5.	Versuch 5: Miracidienwahlversuch	8
2.4.6.	Versuch 6: Einwirkung von *Biomphalaria*-Körperflüssigkeit auf *S.mansoni* Miracidien in vitro	9
2.5.	Versuchsreihe II: Koexistenzversuche/Populationsentwicklungen in Rein- und Mischhaltung	10
3.	Ergebnisse	12
3.1.	Versuchsreihe I	12
3.1.1.	Versuch 1	12
3.1.2.	Versuch 2	13
3.1.3.	Versuch 3	16
3.1.4.	Versuch 4	19
3.1.5.	Versuch 5	19
3.1.6.	Versuch 6	20
3.2.	Versuchsreihe II	23
3.2.1.	Populationsentwicklung der fünf Stämme in Reinhaltung	23
3.2.2.	Populationsentwicklung der fünf Stämme in Mischhaltung von *B.glabrata* und *B.tenagophila*	23
3.2.2.1.	Mischhaltung von *B.glabrata* und BT-A	28
3.2.2.2.	Mischhaltung von *B.glabrata* und BT-P	28

3.2.3. Effekt der Miracidien auf die Populationsentwicklungen 35
3.2.4. Jungschnecken und Mortalität 35
3.2.5. Infektionsraten 38
3.2.5.1. Infektionsraten der einzelnen Stämme in Rein- und Mischhaltungen 38
3.2.5.2. Gesamtinfektionsraten in Mischhaltung 38
4. Diskussion 40
4.1. Versuchsreihe I 40
4.1.1. Versuch 1 40
4.1.2. Versuch 2 42
4.1.3. Versuch 3 44
4.1.4. Versuch 4 46
4.1.5. Versuch 5 47
4.1.6. Versuch 6 48
4.2. Versuchsreihe II 51
4.2.1. Populationsgrössen und Einfluss der Miracidien bei Reinhaltung der fünf Stämme 51
4.2.2. Populationsgrössen und Miracidieneinfluss in Mischhaltung 52
4.2.3. Verdrängungsphänomene und ihre möglichen Mechanismen 54
4.2.4. Infektionsraten bei *B.tenagophila* 59
4.2.5. Gesamtinfektionsraten der Mischhaltungen 59
4.2.6. Bedeutung der Ergebnisse für die Bekämpfung der Zwischenwirtsschnecken 60
4.2.7. Ausblick 64
5. Zusammenfassung 65
6. Summary 67
7. Literaturverzeichnis 69

Coexistence and suppression, under the influence of *Schistosoma mansoni*, between two Brazilian *Biomphalaria* species with different suitability as intermediate host.

Abstract

The influence of *S.mansoni* miracidia onto three strains of *B.glabrata*, its main natural host, and two strains of *B.tenagophila*, a potential but unimportant host, was studied. Penetration- and infection-rates, the time yielding maximum penetration rates, and snail mortality were determined.

All five strains were penetrated by miracidia, leading to higher mortality in *B.tenagophila*. Infection success was high in *B.glabrata* strains and near zero in *B.tenagophila*.

Experiments on survival of miracidia in snail hemolymph correlated with infection rates: *B.tenagophila* hemolymph soon reduced vitality of miracidia, while *B.glabrata* hemolymph had no effect.

Population development of snails was studied in single-species aquaria of each strain, and in mixed-species aquaria with every combination of a *B.tenagophila* with a *B.glabrata* strain. Experiments were carried out under parasite-free conditions and with weekly addition of 2 miracidia per snail. In mono-cultures miracidia had an effect only onto one *B.tenagophila* strain, resulting in reduced population growth. In mixed-species experiments different effects were observed.

Suppression of *B.tenagophila* by *B.glabrata* occurred in most mixed-cultures indepent of miracidial presence. Coexistence was observed in few combinations. In all coexistence experiments the reproduction rates of strains during the first 9 weeks decided over the final outcome in the total observation period of 20 weeks.

Mixed culture of the susceptible *B.glabrata* with the nearly insusceptible *B.tenagophila* sometimes led to reduction of total infection rates.

1. EINLEITUNG

Zur Zeit wird weltweit eine starke Ausbreitung der durch *Schistosoma mansoni* hervorgerufenen Darmbilharziose beobachtet (Iarotski & Davis 1981). Dies mag zum grossen Teil an der Neuschaffung von Gewässern wie Stauseen oder Bewässerungsreservoiren liegen, in denen die Zwischenwirtsschnecken der Gattung *Biomphalaria* immer neue Lebensräume finden. Die Ausbreitung der Zwischenwirtsschnecke führt zu einer tatsächlichen oder potentiellen Ausbreitung der Krankheit in bisher bilharziosefreie Gebiete.

Die Bekämpfung der Parasitose kann an mehreren Punkten im Zyklus ansetzen (Haas 1985). Die häufigsten Ansatzpunkte für eine Bekämpfung sind aber wohl Endwirt Mensch oder Zwischenwirt Schnecke. Medikamentöse Behandlung erkrankter Menschen sowie langfristige Änderung der hygienischen Verhältnisse können die Befallsrate in der menschlichen Population vermindern. Da jedoch ein einzelner infizierter Mensch durch Kontamination von Oberflächengewässern die Infektion einer ganzen Schneckenpopulation aufrechterhalten kann, das Fortbestehen einzelner Erkrankungen zudem die Gefahr einer Neueinschleppung der Krankheit in bisher parasitenfreie Schneckenpopulationen in sich birgt, ist eine gleichzeitige Massnahme zur Dezimierung der Schneckenzahl sinnvoll. Nach Macdonald (1965) ist eine wirkungsvolle und andauernde Eindämmung der Krankheit nur bei gleichzeitiger Behandlung der Menschen und Reduzierung der Übertragung, sei es durch Bekämpfung der Schnecken oder Meiden des Wasserkontaktes, möglich. In Anlehnung an Macdonald haben Coutinho et al. (1981) die Wirkung der Schneckenbekämpfung auf die Prävalenz der Krankheit im Menschen untersucht. Auch sie kamen zum Ergebnis, dass nur die kombinierte Bekämpfung Aussicht auf Erfolg hat.

Eine gegen eine Schneckenart oder Gattung gerichtete Bekämpfungsmassnahme sollte möglichst nur diesen Organismus treffen, und die übrigen Komponenten des Ökosystems wenig belasten. Neben der Anwendung chemischer

Mittel (Molluscicide) und ökologischer Bekämpfung (z.B. Biotopveränderungen) werden biologische Bekämpfungsmassnahmen gegen Schnecken und zur Unterbrechung des Bilharziosezyklus diskutiert (Jordan et al. 1980, McCullough 1981). Dabei können eine Vielzahl von Organismen eingesetzt werden, angefangen bei Pflanzen mit molluscicider Wirkung (Kloos & McCullough 1985), über Organismen die auf verschiedene Weise Miracidien von Schnecken fernhalten, (Upatham & Sturrock 1973, Chernin & Perlstein 1971, Michelson 1964b) über Schneckenräuber bis hin zum Einsatz anderer Schnecken, die die Überträgerpopulation dezimieren oder verdrängen: Kompetitoren. Solche sollten neben der Verdrängung der vorhandenen Population auch das erneute Einwandern von Überträgerschnecken verhindern, solange die Population der eingesetzten Kontrollorganismen bestehen bleibt. Das Einbringen eines neuen Organismus in einen Biotop muss jedoch sorgfältig abgewogen werden, damit nicht mehr Schaden als Nutzen durch den Fremdorganismus entsteht.
Innerhalb der Gattung *Biomphalaria* gibt es Arten mit unterschiedlichster Eignung als Zwischenwirte für *Schistosoma mansoni*. Da nach Gause's "principle of animal exclusion" sehr nahe verwandte Arten nicht auf Dauer gemeinsam in einem Lebensraum vorkommen (Gause 1933-34), bieten sich nahe Verwandte der als Zwischenwirtsschnecken dienenden *Biomphalaria*-Arten als mögliche Kompetitoren zur Bekämpfung der Überträgerschnecke an.

In der folgenden Arbeit sollen drei *B.glabrata*- und zwei *B.tenagophila*-Stämme auf Verdrängungsphänomene untersucht werden. Beide Arten kommen in Brasilien vor, wobei *B.glabrata* als der Hauptüberträger der Bilharziose gilt, während der *B.tenagophila* eine weniger bedeutende Rolle zukommt (Paraense et al. 1983). Beide Arten werden praktisch nie gemeinsam in einem Habitat gefunden, was auf eine Konkurrenz zwischen diesen Spezies hindeutet (W.H. Wright 1973).
Da zwischen den beiden Arten in Brasilien Verdrängungser-

scheinungen in beiden Richtungen beobachtet wurden (Paraense 1970, W.H. Wright 1973), führte Brockes (1981) Laborversuche zur Koexistenz von *B.glabrata* und *B.tenagophila* unter parasitenfreien Bedingungen aus. Er vermutete, dass bei Gegenwart von Parasiten der Vorteil möglicherweise auf seiten der nicht an den Parasiten angepassten, also nicht infizierbaren, Spezies liegt. Hiervon ausgehend wurde in der vorliegenden Arbeit die Koexistenz von *B.glabrata* und *B.tenagophila* auch in Gegenwart des Parasiten untersucht.

Der erste Teil der Arbeit befasst sich mit den Wechselbeziehungen zwischen Parasit und Schnecke, vor allem die Eignung der verschiedenen Stämme als Überträger betreffend, aber auch die Wirkung des Parasiten auf die Schnekken in Form einer Lebenszeitverkürzung.

Im zweiten Teil der Versuche wird bei Mischhaltung der zwei Arten das Auftreten eines Verdrängungsphänomens, auch unter dem Aspekt von Stammesunterschieden, untersucht.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Verwendete Schnecken

In allen Versuchen wurden Schnecken der Arten *Biomphalaria glabrata* (Say) und *B.tenagophila* (d'Orbigny) verwendet. Die fünf Stämme sind in Tab. 1 aufgelistet.

Tab.1: In den Versuchen verwendete Stämme von *Biomphalaria glabrata* und *B.tenagophila*

Biomphalaria glabrata:

Stamm	Herkunft	pigm./alb.	im Labor seit
BG-BH	Belo Horizonte, Brazil	pigmentiert	1967
BG-RIO	Rio de Janeiro, Brazil	pigmentiert	1981
BG-A	Puerto Rico	albino	ca.1977

Biomphalaria tenagophila:

Stamm	Herkunft	pigm./alb.	im Labor seit
BT-A	Joinville, Brazil	albino	1980
BT-P	Cuiabá, Brazil	pigmentiert	1981

2.2. Haltungs- und Versuchsbedingungen

Nachzucht- und Versuchsbecken befanden sich in einem auf 26±1°C temperierten Raum mit 12-stündigem Hell/Dunkel-Wechsel. Die Schnecken wurden in mit Glasplatten abgedeckten Macrolonaquarien verschiedenen Volumens gehalten. Über den Nachzuchtbecken und den Aquarien in Versuchsreihe II befanden sich in etwa 20 cm Abstand Leuchtstoffröhren, die eine Lichtstärke von ca. 1200 Lux an der Wasseroberfläche der Aquarien hervorbrachten. Über den Aquarien der Infektionsversuche (Versuche 1, 3, 4 und 5) waren die Leuchtstoffröhren ausgeschaltet; die Aquarien wurden nur durch das allgemeine Raumlicht indirekt beleuchtet. An ihrer Wasseroberfläche wurde eine Lichtstärke von ca. 100 Lux gemessen. Auf eine stärkere Beleuchtung wurde verzichtet, um nicht infolge gesteigerten Cercarienaustosses die Mortalität der Schnecken zu erhöhen, da ein Cercarienaustoss durch Lichtreiz aktiviert

wird (Asch 1972, Williams et al. 1984).
In allen Aquarien wurde täglich im Überfluss mit frischem Salat gefüttert. Einmal wöchentlich wurde zusätzlich Schneckenfutter nach Standen (1951) zugegeben. Die Luftversorgung der Aquarien geschah mittels Pumpen über Ausströmersteine. Das Wasser wurde, sofern nicht anders angegeben, wöchentlich gewechselt. Dazu wurde Leitungswasser verwendet, das zuvor über Aktivkohle gefiltert und 12 Std. bei 26°C stark durchlüftet wurde.
Einzelinfektionsversuche (Versuchsreihe I: 1,2,3,5) wurden bei 22-24°C Raumtemperatur durchgeführt. Anschliessend wurden die Schnecken wieder bei 26±1°C gehalten.
Sofern nicht anders angegeben, wurden für alle Versuche Schnecken von 4-6 mm Gehäusedurchmesser verwendet, da in dieser, etwa einem Alter von 4-6 Wochen entsprechenden, Grösse die Mortalität geringer als bei kleinen Tieren ist, gleichzeitig noch befriedigende Infektionsergebnisse erzielt werden können (Meier & Meier-Brook 1981, Anderson & Crombie 1984).

2.3. *Schistosoma mansoni*-Zyklus und Miracidiengewinnung

Der verwendete Stamm von *Schistosoma mansoni* (Sambon) aus Belo Horizonte, Brasilien, wird seit 1967 in unserem Labor in BG-BH Schnecken und NMRI-Mäusen gehalten. Die Infektion der Mäuse erfolgte pedal in 22cm hohen Zylindergläsern, in denen sich in einer Wassertiefe von ca. 5mm 80-100 Cercarien befanden. Die Mäuse blieben 1.5 Std. in den Gläsern. Fünf bis sechs Wochen p.i. wurden die Mäuse patent. Mäusekot wurde über Nacht in 0.9%iger NaCl-Lösung aufgefangen, am nächsten Tag mehrmals mit NaCl-Lösung gespült und schliesslich mit Leitungswasser in einen Miracidienschlüpfkolben (McMullen und Beaver 1945) gefüllt. Der Kolben wurde unter eine Lichtquelle gestellt. Die im Seitenarm des Kolbens erscheinenden Miracidien wurden für die Versuche abpipettiert. In den Versuchen 1,2,3 und 5 wurden die Miracidien erst 30 Min. nach Schlüpfen entnommen und zur Infektion verwendet, da nach

Saladin (1979) die Miracidien während der ersten Zeit nach dem Schlüpfen eher die Tendenz zeigen, sich grossflächig zu verteilen, bevor sie Schnecken suchen und in sie eindringen. In den anderen Versuchen schien diese Wartezeit nicht notwendig, da die Miracidien ohnehin in den Aquarien verblieben.
Für das Aufrechterhalten des *Schistosoma mansoni*-Zyklus wurden infizierte Schnecken ca. 30 d.p.i. in 50ml fassenden Zylindergläsern unter eine Lichtquelle gestellt. Die austretenden Cercarien wurden von der Wasseroberfläche abpipettiert und zur Infektion von Mäusen verwendet.

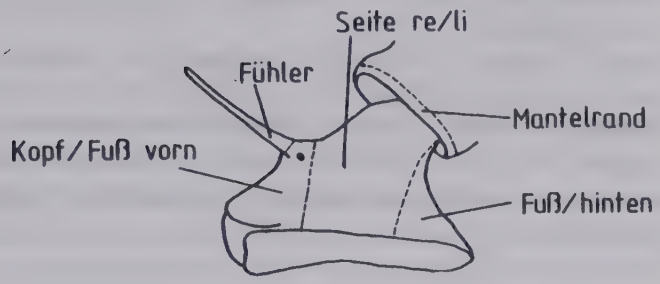
2.4. Versuchsreihe I: Penetration und Infektiosität der Miracidien

2.4.1. Versuch 1: Penetrationsverhalten in den ersten 20 Minuten

Einzelschnecken aller 5 Stämme wurden unimiracidiell exponiert. Dazu wurde zunächst unter einem Wild M8 Binokular bei 60-facher Vergrösserung ein Miracidium in einem Wassertropfen in eine flache Gewebekulturschale (Greiner, Tissue Culture) überführt. Nach Zugabe von 5 ml über Aktivkohle gefiltertem, temperiertem Wasser (26°C) wurde eine 5mm grosse Schnecke zum Miracidium gesetzt. Danach wurden Schnecke und Miracidium 20 Minuten lang unter dem Binokular beobachtet. Die Beleuchtung erfolgte mit diffusem Durchlicht, da laut Kastenholz (1984) der Infektionserfolg bei diffusem Licht höher ist als bei gerichteter Punktbeleuchtung.
Es wurden der Penetrationsort (s. Abb. 1) und der Penetrationszeitpunkt erfasst. Nach Penetration des Miracidiums wurden die Schnecken nach Stämmen getrennt in 2 Liter fassenden Aquarien gehalten. Zwölf d.p.i. wurden die Schnecken, nur bei oberflächlicher binokularer Beobachtung und ohne Betäubung, auf Muttersporocysten untersucht (Becker 1970). Vom 35. bis 45. d.p.i. wurde alle zwei Tage ein Cercarientest ausgeführt. Die am 45. d.p.i.

noch negativen Tiere wurden mit Pentobarbital betäubt (Meier-Brook 1976) und seziert, um die Mitteldarmdrüse auf Töchtersporocysten zu untersuchen.
Die Schnecken, in die das Miracidium nicht penetrierte, wurden erfasst, aber nicht weiter beobachtet.

Abb. 1: Aufteilung des Schneckenkörpers in Bereiche zur Erfassung der Penetrationsorte der Miracidien



2.4.2.Versuch 2: Zeitlicher Verlauf der Penetration

Schnecken von 5mm Durchmesser wurden einzeln einer definierten Anzahl von Miracidien exponiert, um die Änderung der Penetrationsraten in halbstündigen Intervallen zu ermitteln.
Nach Einbringen einer bestimmten Anzahl Miracidien in eine flache Gewebekulturschale nach der oben beschriebenen Methode wurde eine Schnecke zu den Miracidien gesetzt. Bis 5 Std. nach Expositionsbeginn wurde unter dem Binokular die Zahl der noch schwimmenden Miracidien alle 30 Minuten ermittelt.
Von allen 5 Schneckenstämmen wurden jeweils 5 Einzelschnecken 1, 2, 4 oder 8 Miracidien pro Schnecke exponiert, so dass von jedem Stamm insgesamt 20 Tiere einer Gesamtzahl von 75 Miracidien exponiert wurden.

2.4.3. Versuch 3: Dosisabhängige Infektionsraten und Mortalität

Wie in Versuch 1 wurden Schnecken in Gewebekulturschalen mit Miracidien zusammengebracht. Jeweils 50 Schnecken eines Stammes wurden einzeln der entsprechenden Dosis von 1, 2, 4 oder 8 Miracidien exponiert. Die Schnecken verblieben 2.5 Std. in den Schalen, wurden dann ohne Kontrolle der verbleibenden Miracidienzahl entnommen und in Gruppen gleicher Miracidiendosis in 2-Liter-Aquarien gehalten. Als Kontrolle dienten 50 nicht exponierte Tiere jedes Stammes.
Nach 35 Tagen wurden alle Schnecken auf Cercarienaustoss getestet. Dieser Test wurde bis 45 d.p.i. alle 2 Tage wiederholt, wobei einmal positive Tiere getrennt gehalten wurden. Bei allen am 45. Tag noch negativen Schnecken wurde die Mitteldarmdrüse auf Tochtersporocysten untersucht.

2.4.4. Versuch 4: Infektionsraten und Mortalität bei Masseninfektion

In getrennten 2-Liter-Aquarien wurden 50 BG-BH bzw. 50 BT-A Schnecken gehalten. In den ersten 7 Tagen des Versuchs wurden täglich 100 Miracidien (= 2 Mirac./Schnecke) hinzugefügt, um so die Übertragungsverhältnisse in hochendemischen Gebieten zu simulieren. Vom 35. bis 52. Tag nach Versuchsbeginn (entsprechend 35 d nach der ersten und 45 d nach der letzten Miracidiengabe) wurde alle 2 Tage ein Cercarientest ausgeführt. Die nach dem letzten Test noch negativen Schnecken wurden auf Tochtersporocysten in der Mitteldarmdrüse untersucht. Als Kontrolle dienten jeweils 50 nicht exponierte Schnecken.

2.4.5. Versuch 5: Miracidienwahlversuch

In diesem Versuch wurden statt Einzelschnecken Schneckenpaare exponiert. Tab. 2 zeigt die Zusammensetzung der Schneckenpaare, die jeweils mit einem Miracidium in eine Gewebekulturschale mit 5ml Wasser gebracht wurden. Die

Schnecken und das Miracidium verblieben 2.5 Std. zusammen. Anschliessend wurden die Schnecken nach Arten getrennt gehalten. Cercarien- und Tochtersporocysten-Test erfolgten 35 bis 45 d.p.i., wie in Versuch 3. Jeder Versuchsansatz wurde mit 50 Paaren ausgeführt.

Tab.2:

Zusammensetzung der Schneckenpaare in Versuch 5

Versuch:	5A	1 BG-BH + 1 BT-A	+ 1 Miracidium
Kontrollen:	5B	2 BG-BH	+ 1 Miracidium
	5C	2 BT-A	+ 1 Miracidium

2.4.6.Versuch 6: Einwirkung von *Biomphalaria*-Körperflüssigkeit auf *S. mansoni* Miracidien in vitro

Jeweils fünf 8mm grosse Schnecken jedes Stammes wurden abgetrocknet und bei -20°C eingefroren. Das Abtöten der Schnecken durch Einfrieren wurde einer chemischen oder Hitzetötung vorgezogen, um eine Veränderung der Hämolymphbestandteile zu vermeiden. Chemische Zusätze hätten noch in der extrahierten Körperflüssigkeit eine Wirkung auf die Miracidien ausüben können; bei Hitzeeinwirkung wäre ein Denaturieren von Bestandteilen nicht zu vermeiden gewesen (Granath & Yoshino 1984).
Nach gründlichem Durchfrieren wurden die Schnecken im Mörser zerrieben, das Homogenat durch ein feines Sieb gegeben, anschliessend mit der gleichen Menge aqua dest. verdünnt. Das so verdünnte Homogenat wurde in Eppendorf Reaktionsgefässen bei 2500 upm (ca. 500g) 15 Minuten zentrifugiert. Der Überstand wurde abpipettiert und für die Versuche verwendet. Für jeden Versuch wurde frisches Homogenat hergestellt, da ein erneutes Einfrieren und Auftauen zu starken Ausflockungen im Homogenat führte.
In tiefen Hohlschliffobjektträgern ohne Deckglas wurden 10 Miracidien in einem Tropfen Wasser ausgezählt und mit 6 Tropfen (ca. 0.2 ml) verdünnter Körperflüssigkeit gemischt. Als Kontrolle dienten 10 Miracidien in 6 Tropfen einer 1:1 aqua dest./physiologischen NaCl-Lösung. Unter

dem Binokular wurde in 15-minütigen Abständen die Zahl, Beweglichkeit und der Zustand der Miracidien kontrolliert. Die Beobachtung wurde nach 90 Minuten beendet.

2.5. Versuchsreihe II: Koexistenzversuche/Populationsentwicklungen in Rein- und Mischhaltung

Zu Beginn der Versuche wurden in 5 Liter fassende, mit 2.5 Litern befüllte Aquarien jeweils 20 Schnecken von 5 mm Gehäusedurchmesser eingebracht. Einige Versuchsaquarien enthielten 20 Schnecken einer Art, die anderen enthielten 10 *B.glabrata* und 10 *B.tenagophila*, in jeder möglichen Kombination der untersuchten Stämme (s. Tab. 3).
Alle Rein- und Mischhaltungsversuche wurden in Parallelversuchen ohne und mit Miracidienzugabe durchgeführt. Bei Miracidienzugabe wurde einmal wöchentlich eine Dosis von 2 Miracidien/Schnecke zugefügt, wobei die wöchentlich ermittelte Schneckenzahl zugrundegelegt wurde.
In den ersten zwei der insgesamt 20 Versuchswochen wurde kein Wasserwechsel vorgenommen, danach wöchentlich, bei gleichzeitiger Messung der Schneckendurchmesser. An Schnecken aus Aquarien mit Miracidienzugabe wurde ebenfalls wöchentlich, ab Woche 5, ein Cercarientest durchgeführt, um die Zahl der infizierten festzustellen. Sowohl Zählung wie auch Cercarientest und Grössenmessung erfassten nur Tiere ab einer Grösse von 3mm, da eine Manipulation der noch kleineren Schnecken vermieden werden sollte. Zudem weisen kleinere Tiere eine sehr hohe "Jugendmortalität" auf, so dass ihre Bedeutung für den Populationszuwachs noch nicht abzuschätzen ist.
In Fällen, in denen vor Ablauf der 20 Versuchswochen alle Schnecken einer Art gestorben waren, wurde der Versuch vorzeitig abgebrochen. Es wurde jedoch nach Sterben der letzten Schnecke das Aquarium noch 2 Wochen weiterbeobachtet, um sicherzugehen, dass kein schlüpffähiger Laich mehr vorhanden war.
Bei Mischhaltung von zwei Stämmen, die beide albinotisch oder pigmentiert waren, demnach vor allem als Jungtiere

sehr schwer zu unterscheiden waren, wurde das Aquarium in der Mitte mit einer durch Kunststoffgaze bespannten durchlöcherten Plexiglasscheibe getrennt, um die beiden Arten räumlich voneinander abzugrenzen. In jede Hälfte wurde ein Ausströmerstein gehängt, um eine gleichmässige Durchlüftung und eine Umwälzung des Wassers durch beide Aquarienhälften zu gewährleisten. Schwarze Tusche, in eine Hälfte eingebracht, war nach 15 Min. gleichmässig über das ganze Aquarium verteilt, so dass davon ausgegangen werden konnte, dass die Gaze einen guten Wasser- und Stoffaustausch ermöglichte.
Alle Versuchsaquarien (s. Tab. 3) wurden zweimal eingerichtet, die Aquarien D, I, M und S je dreimal.

Tab.3:

Artenzusammensetzung in den Aquarien der Versuchreihe II

Aquarium	Schnecken	Miracidien
A	20 BG-BH	
B	20 BG-RIO	
C	20 BG-A	
D	20 BT-A	
E	20 BT-P	
F	20 BG-BH	+ Miracidien
G	20 BG-RIO	+ Miracidien
H	20 BG-A	+ Miracidien
I	20 BT-A	+ Miracidien
K	20 BT-P	+ Miracidien
L	10 BG-BH + 10 BT-A	
M	10 BG-RIO + 10 BT-A	
N	10 BG-A + 10 BT-A	
O	10 BG-BH + 10 BT-P	
P	10 BG-RIO + 10 BT-P	
Q	10 BG-A + 10 BT-P	
R	10 BG-BH + 10 BT-A	+ Miracidien
S	10 BG-RIO + 10 BT-A	+ Miracidien
T	10 BG-A + 10 BT-A	+ Miracidien
U	10 BG-BH + 10 BT-P	+ Miracidien
V	10 BG-RIO + 10 BT-P	+ Miracidien
W	10 BG-A + 10 BT-P	+ Miracidien

3. ERGEBNISSE

3.1. Versuchsreihe I

3.1.1. Versuch 1

Bei unimiracidieller Exposition von Schnecken penetrierten die Miracidien innerhalb der ersten 20 Minuten in etwa gleichem Masse in Schnecken der *B.tenagophila*- wie *B.glabrata*-Stämme. Beide Arten wurden im Durchschnitt von ca. 68% der angebotenen Miracidien penetriert (Tab. 4).
Bei den *B.glabrata*-Stämmen führten im Durchschnitt 56% der eingedrungenen (=37% der verwendeten) Miracidien zur Infektion und Cercarienausscheidung. Dabei unterschieden sich die drei Stämme deutlich im Erfolg der eingedrungenen Miracidien (Tab. 4). Alle *B.glabrata*, bei denen nach 12 d.p.i. Muttersporocysten sichtbar waren, entliessen 35 d.p.i. Cercarien. Bei 5 weiteren positiven Individuen war die Muttersporocyste von aussen unsichtbar geblieben.
Bei *B.tenagophila* kam es weder zur Ausbildung von Muttersporocysten noch zur Cercarienausscheidung. Zwei Individuen zeigten 12 d.p.i. an Fühler bzw. seitlich am Fuss kleine Bereiche, die an vernarbtes Gewebe erinnerten. Diese Bereiche sahen 30 d.p.i. wieder völlig normal aus.
Der durchschnittliche Zeitpunkt des Penetrationsbeginns (PB) lag bei *B.tenagophila* mit 5.8 Min. nach Expositionsbeginn signifikant früher als bei *B.glabrata* mit 8.9 Minuten (U-Test, $p < 0.001$).
Die Penetrationsorte der Miracidien wiesen bei *B.glabrata* und *B.tenagophila* keine auffälligen Unterschiede auf (Tab. 5).

Tab. 4:

Versuch 1: Penetrationsverhalten und -erfolg der Miracidien in den ersten 20 Minuten

Ms: Muttersporocysten

P: Penetrationsrate (Mirac. penetriert/Mirac. exponiert)

E: Erfolgsrate der Miracidien (Infektionserfolg)

PB: Zeitpunkt des Penetrationsbeginns (Minuten)

				BG			BT
Stamm:	BG-BH	BG-RIO	BG-A	gesamt	BT-A	BT-P	gesamt
n Mirac.	20	20	20	60	20	20	40
Mirac.penetr.	10	15	16	41	15	12	27
Schn. mit Ms	5	5	7	17	-	-	-
Schn. positiv	7	8	7	22	-	-	-
P	50%	75%	80%	68%	75%	60%	68%
E	35%	40%	35%	37%	0%	0%	0%
E/P	70%	53%	44%	56%	0%	0%	0%
PB-Bereich	3-16	1-15	1-11	1-16	3-19	2-15	2-19
Mittelwert	9.6	9.3	7.9	8.9	5.1	6.6	5.8

Tab. 5:

Versuch 1: Penetrationsorte der Miracidien, prozentuale Verteilung über den Schneckenkörper (Abgrenzung siehe Abb.1). In Klammern absolute Zahlen.

Stamm:	BG-BH	BG-RIO	BG-A	BT-A	BT-P	Gesamt
n Miracidien	10	15	16	15	12	68
Fuss/Kopf vorn	20%(2)	40%(6)	31%(5)	27%(4)	42%(5)	32%(22)
Fuss hinten	20%(2)	33%(5)	19%(3)	47%(7)	17%(2)	28%(19)
Seite re/li	30%(3)	27%(4)	38%(6)	13%(2)	25%(3)	27%(18)
Fühler	20%(2)	-	12%(2)	13%(2)	8%(1)	10%(7)
Mantelrand	10%(1)	-	-	-	8%(1)	3%(2)

3.1.2. Versuch 2

Eine 5-stündige Exposition von Einzelschnecken der Stämme mit je 1, 2, 4 oder 8 Miracidien erbrachte nach 2.5 bis 5 Std. keine Verringerung der Zahl der schwimmenden Miracidien mehr. Die maximale Zahl vermutlich penetrierter Miracidien war nach spätestens 2.5 Std. erreicht und variierte je nach Schneckenstamm und Miracidiendosis (Tab.6).

Tab. 6:

Versuch 2: Fünfstündige Einzelexposition mit verschiedenen Miracidiendosen. Zahl der noch schwimmenden Miracidien nach 30-minütigen Zeitabschnitten

Mirac. Dosis	Schnecken Stamm	Mirac. zahl	Vorhandene Miracidien Std. nach Beginn					
			0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	5.0
	BG-BH (n=5)	5	2	1	0	0	0	0
	BG-RIO(n=5)	5	0	0	0	0	0	0
1M	BG-A (n=5)	5	0	0	0	0	0	0
	BT-A (n=5)	5	0	0	0	0	0	0
	BT-P (n=5)	5	1	0	0	0	0	0
	BG-BH (n=5)	10	5	3	3	3	1	1
	BG-RIO(n=5)	10	2	1	0	0	0	0
2M	BG-A (n=5)	10	1	1	1	1	1	1
	BT-A (n=5)	10	1	0	0	0	0	0
	BT-P (n=5)	10	2	1	1	1	1	1
	BG-BH (n=5)	20	6	3	3	3	3	3
	BG-RIO(n=5)	20	2	0	0	0	0	0
4M	BG-A (n=5)	20	1	1	1	1	1	1
	BT-A (n=5)	20	4	1	0	0	0	0
	BT-P (n=5)	20	3	3	2	2	2	2
	BG-BH (n=5)	40	11	6	2	2	2	2
	BG-RIO(n=5)	40	7	6	4	3	3	3
8M	BG-A (n=5)	40	3	3	1	1	1	1
	BT-A (n=5)	40	7	1	1	0	0	0
	BT-P (n=5)	40	7	5	3	3	3	3

Insgesamt trat im Verlauf des Versuchs ab 1.5 Std. bis Versuchsende nur noch eine unwesentliche Verringerung von maximal 4% in der Zahl der noch schwimmenden Miracidien ein (Tab. 7 und 8). Bei keiner Gruppe (ausser BG-BH + 4 Miracidien) blieben bis Versuchsende mehr als 10% der ursprünglich vorhandenen Miracidien auffindbar.

Bei Verwendung von 1 Miracidium wurde bei allen Stämmen

nach spätestens 1.5 Std. kein Miracidium mehr gefunden. Bei Exposition der BT-A Schnecken wurde bei allen eingesetzten Miracidiendosen im Laufe des Versuchs kein einziges Miracidium mehr gefunden. Dabei führte eine Verdoppelung der Miracidiendosis zu einer Zeitverschiebung von einer halben Stunde, bis wiederum alle Miracidien verschwunden waren. Es bestand ein signifikanter Unterschied zwischen BT-A einerseits und BG-BH sowie BT-P andererseits in der durchschnittlichen Zahl der verbliebenen Miracidien (χ^2-Test, $p<0.05$). Deutlich wurde, dass die Miracidien unter den beiden *B.tenagophila*-Stämmen wesentlich früher in BT-A als in BT-P Schnecken eindrangen (Tab. 8). Innérhalb der Stämme wurde bei verschiedenen Miracidiendosen kein wesentlicher Unterschied in der Zahl der verbleibenden Miracidien gefunden.

Tab.7:

Versuch 2: Noch vorhandene Miracidien (Prozent der Ausgangszahl) bei verschiedenen Miracidiendosen. Durchschnitt aller Stämme.

Dosis	Überlebensrate der Miracidien				
	nach 0.5	1.0	1.5	2.0	2.5 Std.
1M	12%	4%	0%	0%	0%
2M	22%	12%	10%	10%	6%
4M	16%	8%	6%	6%	6%
8M	17%	10%	5%	4%	4%

Tab.8:

Versuch 2: Noch vorhandene Miracidien (Prozent der Ausgangszahl) bei verschiedenen Stämmen. Durchschnitt aller Miracidiendosen.

Stamm	Überlebensrate der Miracidien				
	nach 0.5	1.0	1.5	2.0	2.5 Std.
BG-BH	32%	17%	11%	11%	8%
BG-RIO	15%	9%	5%	4%	4%
BG-A	7%	7%	4%	4%	4%
BT-A	16%	3%	1%	0%	0%
BT-P	17%	12%	8%	8%	8%
Gesamt	17%	10%	6%	5%	5%

3.1.3. Versuch 3:

In der vorliegenden Versuchsanordnung wurden Einzelschnecken verschiedenen Miracidiendosen 2.5 Std. lang exponiert. Die Infektionsraten und Mortalität in Abhängigkeit der Miracidiendosis wurden für die fünf Schnekkenstämme ermittelt (Tab. 9 und 10).

Tab.9:

Versuch 3: Dosisabhängige Infektionsraten und Mortalität der *B.tenagophila* Stämme

BT-A	1M	2M	4M	8M	Kontrolle
n	50	50	50	50	50
Mortalität	24%	28%	62%	52%	16%
Inf.Überl.	0	0	0	0	-
Inf.Gesamt	0	0	0	0	-
$V_{Mort}-K_{Mort}$	8%	12%	46%	36%	-
BT-P					
n	50	50	50	50	50
Mortalität	34%	38%	60%	62%	24%
Inf.Überl.	0	0	0	0	-
Inf.Gesamt	0	0	0	0	-
$V_{Mort}-K_{Mort}$	10%	14%	36%	38%	-

Inf.Überl.: Infektionsrate der Überlebenden

Inf.Gesamt: Infektionsrate unter Einbeziehung der nach der Exposition gestorbenen

$V_{Mort}-K_{Mort}$: Versuchsmortalität minus Kontrollmortalität

Als Infektionsraten wurden die epidemiologisch interessante Zahl der infizierten Überlebenden (Inf.Überl.) und die Gesamtinfektionsrate aller exponierten (Inf. Gesamt) berechnet. Die Gesamtinfektionsrate ist epidemiologisch weniger bedeutend, da auch die in der Präpatenz gestorbenen Tiere mit einbezogen werden. Der errechnete Wert erlaubt jedoch einen direkteren Vergleich zwischen den Schneckenstämmen in Bezug auf die Anpassung an den Para-

siten, und gibt einen Einblick in die Senkung der Infektionsrate der Überlebenden durch die Präpatenzmortalität, einen Faktor, der für Parasit und Zwischenwirt bedeutend werden kann.

Tab. 10:

Versuch 3: Dosisabhängige Infektionsraten und Mortalität der *B.glabrata* Stämme

BG-BH	1M	2M	4M	8M	Kontrolle
n	50	50	50	50	50
Mortalität	6%	12%	22%	8%	4%
Inf.Überl.	48.9%	75.0%	92.3%	84.8%	-
Inf.Gesamt	50.0%	77.1%	93.8%	85.4%	-
$V_{Mort}-K_{Mort}$	2%	8%	18%	4%	-
BG-RIO					
n	50	50	50	50	50
Mortalität	16%	26%	18%	30%	14%
Inf.Überl.	59.9%	70.3%	60.9%	88.6%	-
Inf.Gesamt	60.5%	74.4%	62.8%	90.7%	-
$V_{Mort}-K_{Mort}$	2%	12%	4%	16%	-
BG-A					
n	50	50	50	50	50
Mortalität	16%	32%	26%	30%	12%
Inf.Überl.	42.9%	64.7%	78.4%	91.4%	-
Inf.Gesamt	45.5%	72.7%	81.8%	93.2%	-
$V_{Mort}-K_{Mort}$	4%	20%	14%	18%	-

Inf.Überl.: Infektionsrate der Überlebenden

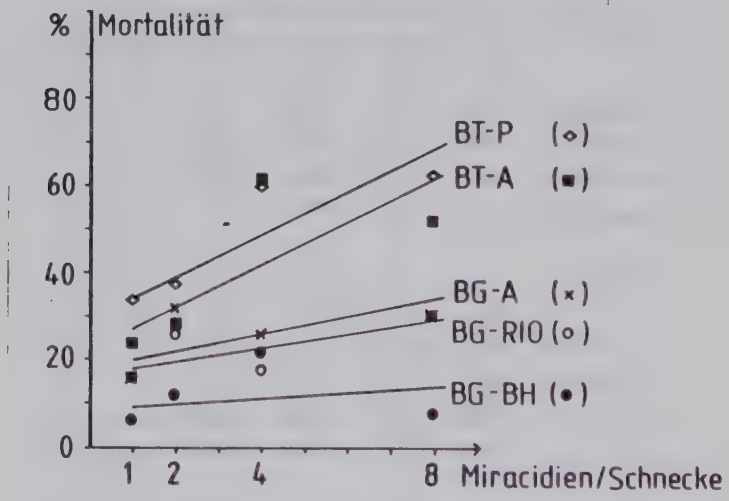
Inf.Gesamt: Infektionsrate unter Einbeziehung der nach der Exposition gestorbenen

$V_{Mort}-K_{Mort}$: Versuchsmortalität minus Kontrollmortalität

Beide *B.tenagophila* Stämme liessen sich unter den gegebenen Umständen nicht infizieren. Die auf den Infektionsversuch zurückzuführende Mortalität (Versuchsmortalität minus Kontrollmortalität) stieg bei hohen Miracidiendosen

(4M und 8M) stark an (Tab.9, Abb.2), und lag für jede dieser beiden Gruppen höchstsignifikant über der Kontrollmortalität (χ^2-Test, $p < 0.001$). Insgesamt lag die Mortalität bei *B.tenagophila* deutlich über der von *B.glabrata*.

Abb.2:
Versuch 3: Dosisabhängige Mortalität der fünf Schneckenstämme



Alle *B.glabrata*-Stämme waren gut empfänglich für den *Schistosoma mansoni*-Stamm. Die Infektionsraten stiegen in der Tendenz mit zunehmender Miracidiendosis an. Auch die Mortalitäten stiegen mit der Miracidiendosis an, blieben jedoch signifikant unter denen der *B.tenagophila*-Stämme. Die für die einzelnen *B.glabrata*-Stämme durchschnittlich erreichten Infektionsraten lagen mit 75% bei BG-BH, 70% bei BG-RIO und 69% bei BG-A in etwa gleicher Höhe. Ein Einbeziehen der wahrscheinlich an der Penetration gestorbenen Tiere (Versuchsmortalität minus Kontrollmortalität) in die Infektionsrate führt zu einer leichten Erhöhung und noch geringeren Unterschieden zwischen den Infektionsraten der drei Stämme (BG-BH 77%, BG-RIO 72%, BG-A 73%).

3.1.4. Versuch 4:

Die über einen längeren Zeitraum wiederholte gemeinsame Exposition von 50 Schnecken mit einer Dosis von 2 Miracidien/Schnecke führte bei BG-BH zu einer sehr hohen Infektionsrate, bei BT-A zu keiner Infektion. Die Infektionsraten und Mortalitäten sind in Tab. 11 dargestellt.

Tab. 11:
Versuch 4: Gemeinsame Exposition von 50 Schnecken mit täglich 2 Miracidien/Schnecke über eine Woche

	BG-BH	Kontrolle	BT-A	Kontrolle
n	50	50	50	50
Mortalität	12%	4%	20%	16%
Inf.Überl.	95.5%	-	0%	-
Inf.Gesamt	95.8%	-	0%	-
$V_{Mort}-K_{Mort}$	8%	-	4%	-

Inf.Überl.: Infektionsrate der Überlebenden
Inf.Gesamt: Infektionsrate unter Einbeziehung der nach der Exposition gestorbenen
$V_{Mort}-K_{Mort}$: Versuchsmortalität minus Kontrollmortalität

3.1.5. Versuch 5:

Die Ergebnisse des Versuchs sind in Tab. 12 dargestellt. Bei Zugabe eines Schneckenpaares BG-BH/BT-A zu einem einzelnen Miracidium lag die Infektionsrate der Teilgruppe der BG-BH Schnecken bei knapp 20% während sie für die BT-A Teilgruppe bei 0% lag. Die Exposition gleichartiger Paare führte bei BG-BH zu einer Infektionsrate von fast 40%, während BT-A auch hier keinen Infektionserfolg aufwies.
Die Mortalität unterschied sich für die einzelnen Arten nicht signifikant zwischen gleich- oder mischartlichen Schneckenpaaren.

Tab.12:
Versuch 5: Infektionsraten bei unimiracidieller Exposition von Schneckenpaaren

	Mischpaare			Gleichartige Paare	
	BG-BH	BT-A	Gesamt	BG-BH	BT-A
n	50	50	100	100	100
Mortalität	18%	26%	22%	12%	24%
Inf.Überl.	20%	0%	10%	39%	0%

Inf.Überl.=Infektionsrate der Überlebenden

3.1.6. Versuch 6:

Die Fähigkeit der Miracidien, in der verdünnten Körperflüssigkeit der verschiedenen Schneckenstämme zu überleben, war zwischen den beiden Schneckenarten verschieden (Tab. 13).
Die in die Körperflüssigkeit von BG-BH, BG-RIO, BG-A und in die Kontroll-Lösung eingebrachten Miracidien zeigten im gesamten Beobachtungszeitraum von 90 Minuten keine Einschränkung ihrer normalen Beweglichkeit und keine Anlagerungen an der Miracidienoberfläche.
Bei den in BT-A- und BT-P- Körperflüssigkeit eingebrachten Miracidien trat eine deutliche Verringerung der Schwimmgeschwindigkeit ein, feinkörnige Anlagerungen traten am Miracidienkörper auf, und die Miracidien sanken im Verlauf der weiteren Beobachtung zu Boden.
In der BT-A-Körperflüssigkeit begann die Immobilisation der Miracidien 30 Minuten nach Versuchsbeginn. Die Zahl der freischwimmenden Miracidien verringerte sich langsam und war 90 Min. nach Versuchsbeginn auf Null gesunken.
In der BT-P-Körperflüssigkeit begann die Reaktion erst nach 45 Min., verlief dann aber schneller. Bereits 75 Min. nach Versuchsbeginn waren keine schwimmenden Miracidien mehr sichtbar.
Die Immobilisierung der Miracidien begann mit der Bildung von feinkörnigen Anlagerungen an ihrer Oberfläche bei gleichzeitiger Verlangsamung der Bewegung. Nach und nach wurden am Hinterende der Miracidien fädige Anhänge sichtbar, die sich im Laufe der Zeit verlängerten. Schliess-

lich sanken die Miracidien bewegungslos zu Boden. Die fädigen Anhänge wurden wesentlich häufiger bei Miracidien in BT-A-Körperflüssigkeit gefunden, während in BT-P-Körperflüssigkeit die Miracidien mehr Anlagerungen über die gesamte Körperoberfläche aufwiesen.

Tab. 13:
Versuch 6: Miracidien-Immobilisations-Test. Ergebnisse der Beobachtungen in 15-minütigen Abständen.

BG-BH, BG-RIO, BG-A, Kontrolle

0" bis 45"	20 normal schwimmende Miracidien

BT-A

0"	20 normal schwimmende Miracidien
15"	20 normal schwimmende Miracidien
30"	16 verlangsamte Miracidien, Beginn der Bildung fädiger Anhänge, 4 Miracidien abgesunken
45"	14 sehr langsam schwimmende Miracidien, 12 davon mit Anhängen, 6 abgesunken
60"	6 sehr stark verlangsamt schwimmende Miracidien, 4 davon mit fädigen Anhängen, 14 abgesunken
75"	wie 60"
90"	keine schwimmenden Miracidien mehr vorhanden

BT-P

0"	20 normal schwimmende Miracidien
15"	20 normal schwimmende Miracidien
30"	20 normal schwimmende Miracidien
45"	6 verlangsamt schwimmende Miracidien mit Anlagerungen am ganzen Körper, 14 abgesunken
60"	4 verlangsamte Miracidien, davon 1 mit fädigen Anhängen am Körperende, alle mit Anlagerungen am Körper, 15 abgesunken
75"	keine schwimmenden Miracidien mehr
90"	keine schwimmenden Miracidien mehr

3.2. Versuchsreihe II

3.2.1. Populationsentwicklung der 5 Stämme in Reinhaltung

In Abb. 3a-e ist die Populationsentwicklung der 5 Stämme bei Haltung mit und ohne Miracidien dargestellt. Die Anwesenheit des Parasiten hatte nur auf die Populationsentwicklung von BT-A einen Einfluss, indem die mit Miracidien gehaltenen Populationen sich deutlich schlechter entwickelten als die ohne Miracidien gehaltenen (I/D in Abb. 3d). Alle drei *B.glabrata* Stämme sowie BT-P sind nicht oder nur geringfügig (BG-BH in A1/F1, Abb. 3a) vom Parasiten in ihrer Populationsentwicklung beeinflusst.
Die Populationen von BG-RIO und BT-P wuchsen im Vergleich zu den anderen Stämmen sehr langsam und erreichten im Verlaufe der 20 Beobachtungswochen keine grosse Individuenzahl (Abb. 3b,e).
Die höchsten absoluten Individuenzahlen wurden in den BG-BH Populationen (A/F, Abb. 3a) erreicht.
In Abb. 4 ist die Grössenzunahme der Schnecken in Haltung mit und ohne Miracidien für die 5 Stämme dargestellt. Es wurden nur die ersten zehn Versuchswochen berücksichtigt, da danach keine eindeutige Unterscheidung der 20 Ausgangsschnecken von ihrem Nachwuchs mehr möglich war.
Die *B.glabrata*-Stämme wuchsen schneller als die *B.tenagophila*-Stämme. Die Anwesenheit von Miracidien führte bei *B.glabrata* zu geringerem Grössenzuwachs, während *B.tenagophila* Individuen im Wachstum unbeeinflusst vom Parasiten blieben.

3.2.2. Populationsentwicklungen der 5 Stämme in Mischhaltung von *B.glabrata* und *B.tenagophila*

Die Populationsentwicklungen der einzelnen Stämme in Mischhaltung beider Arten sind in Abb. 5a-f dargestellt.
Die *B.glabrata*-Stämme sterben in Mischhaltung mit *B.tenagophila*-Stämmen nie aus, während die *B.tenagophila*-Stämme in mehreren Kombinationen ausstarben oder auf nur sehr niedrigem Niveau bestehen blieben. Eine Koexistenz beider Arten auf Dauer erschien nur in wenigen Kombinationen von Stämmen möglich.

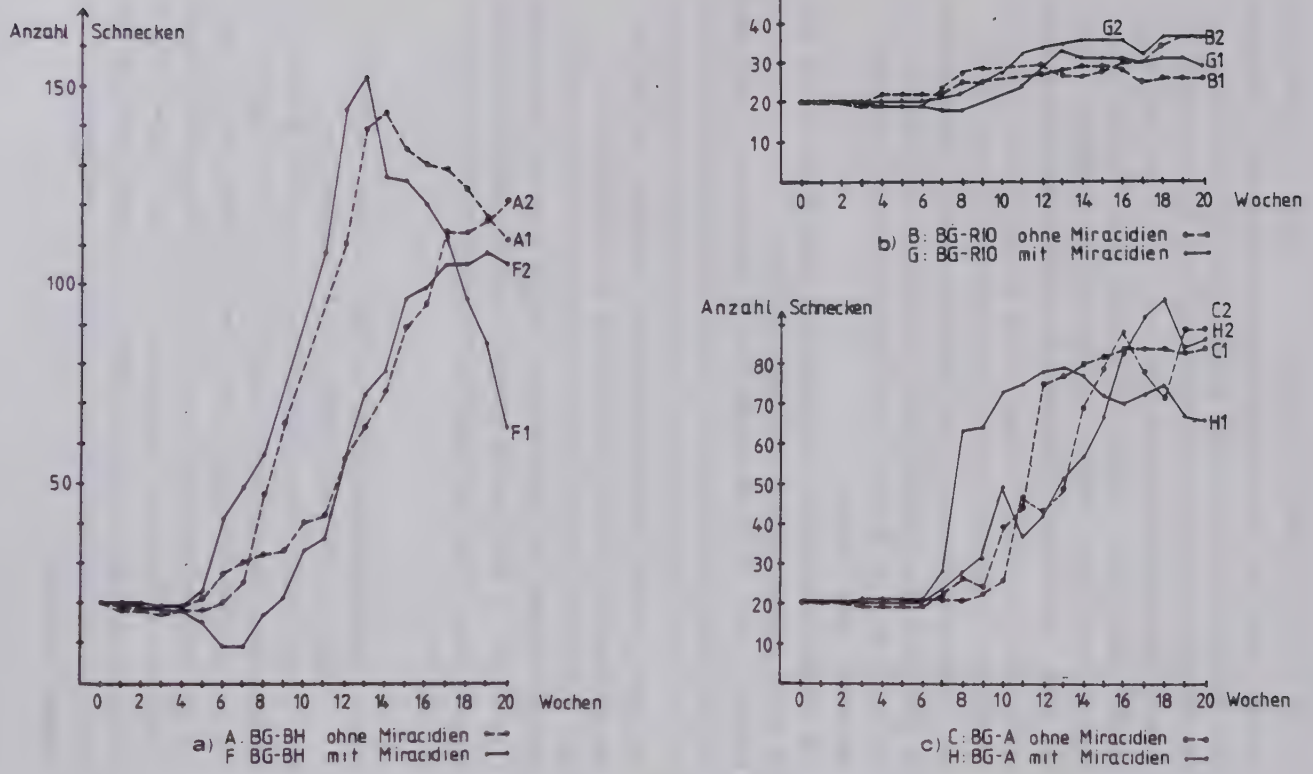
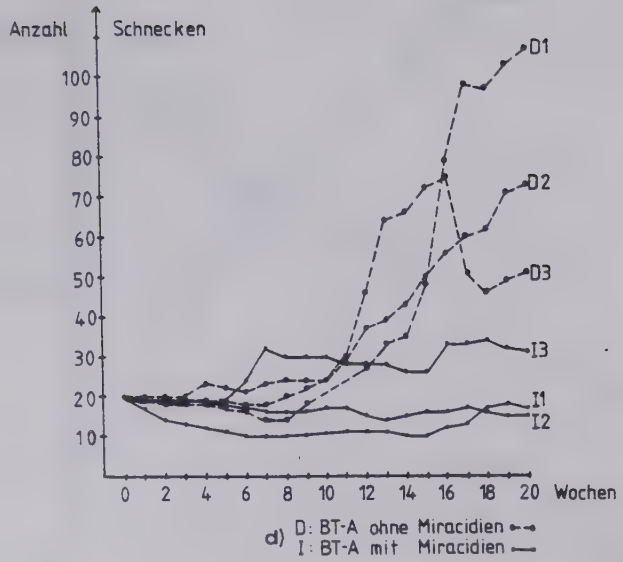


Abb. 3: Populationsentwicklung der fünf Stämme in Reinhaltung mit und ohne Miracidien
a) BG-BH b) BG-RIO c) BG-A



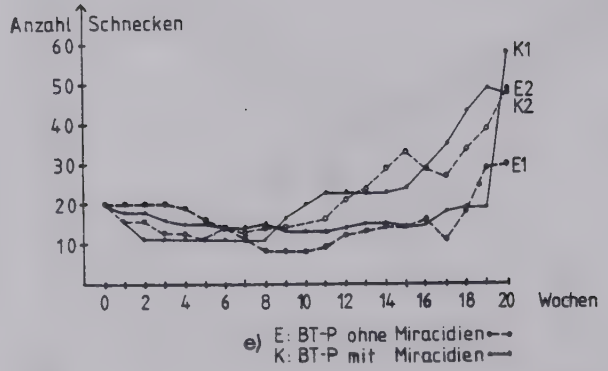


Abb. 3: Populationsentwicklung der fünf Stämme in Reinhaltung mit und ohne Miracidien.

d) BT-A e) BT-P

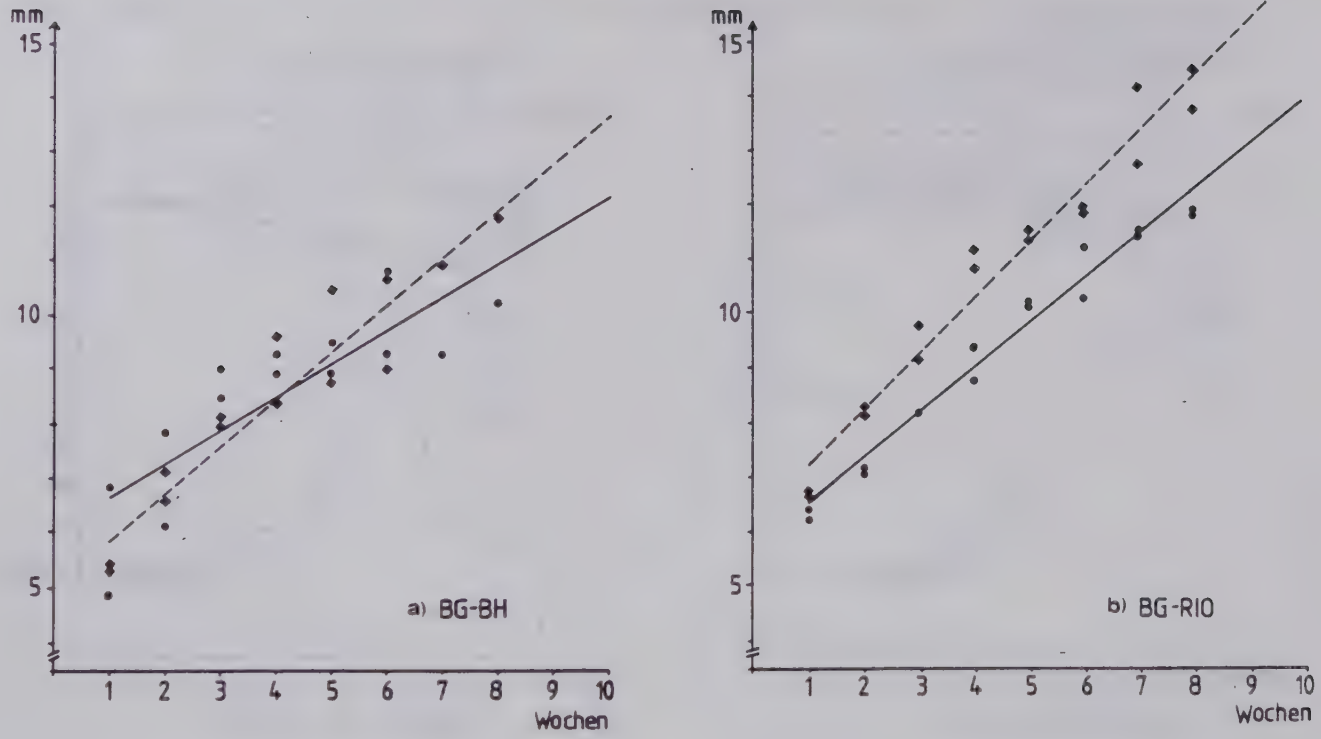
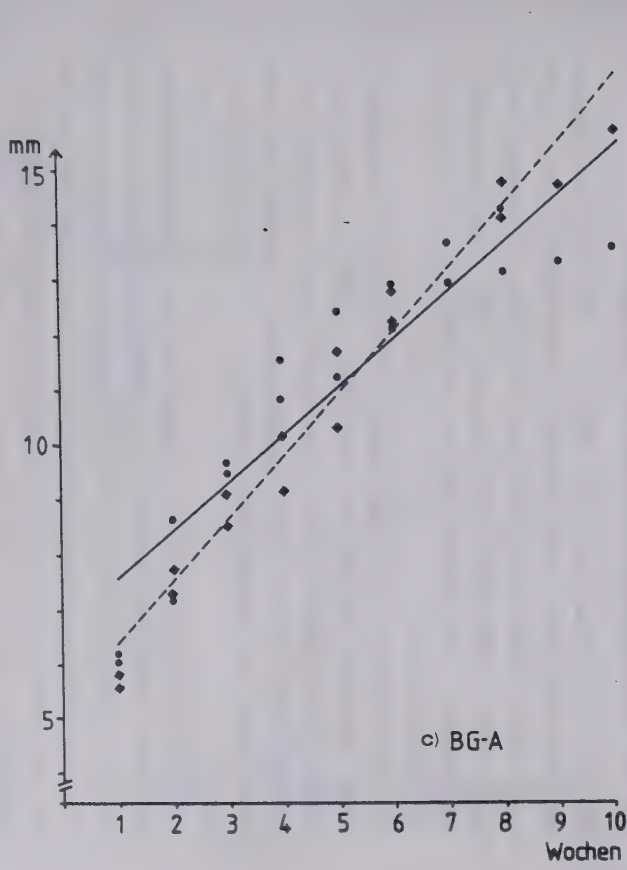
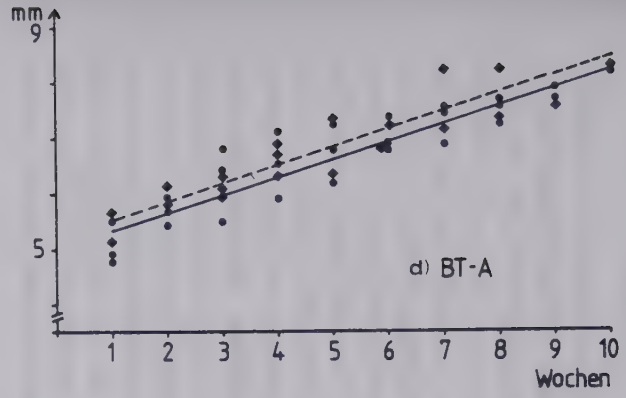


Abb. 4: Durchschnittlicher Gehäusedurchmesser in Reinhaltung mit und ohne Miracidien
a) BG-BH b) BG-RIO

•--- ohne Miracidien
•—— mit Miracidien





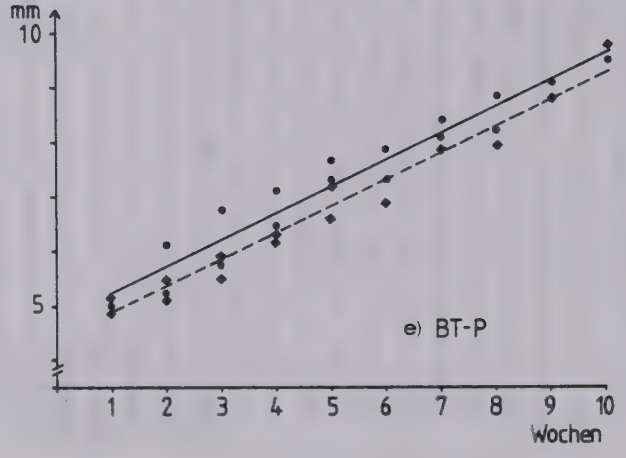


Abb. 4: Durchschnittlicher Gehäusedurchmesser in Reinhaltung mit und ohne Miracidien
c) BG-A d) BT-A e) BT-P

ohne Miracidien
mit Miracidien

3.2.2.1. Mischhaltung von BT-A mit *B.glabrata*

BT-A konnte mit den drei *B.glabrata* Stämmen mit unterschiedlichem Erfolg, abhängig auch von der Anwesenheit des Parasiten, koexistieren. Eine Koexistenz mit gleichstarken Populationen beider Arten war nur mit BG-A in miracidienfreier Haltung (Versuch N) möglich. Mit BG-BH konnte BT-A nur in Anwesenheit des Parasiten koexistieren (R), wobei die Population von BG-BH etwa doppelt so gross wie die von BT-A war. Sowohl mit als auch ohne Parasiten war eine Koexistenz von BT-A mit BG-RIO möglich (M,S). Dabei lag der Vorteil in den Mischaquarien nicht eindeutig bei einer Art. In miracidienfreier Mischhaltung von BT-A und BG-RIO (M) überragte am Versuchsende einmal die BT-A Population deutlich die BG-RIO Population, während zweimal BG-RIO die grössere Populationsstärke erreichte. Bei Haltung mit Miracidien (S) war die BT-A Population zweimal am Ende grösser als die von BG-RIO; einmal waren die Individuenzahlen beider Populationen gleich, wenn auch sehr niedrig.

3.2.2.2. Mischhaltung von BT-P mit *B.glabrata*

Allein im Versuchsansatz V2 (BG-RIO + BT-P + Miracidien) lag der Fall vor, dass BT-P in Konkurrenz mit einem *B.glabrata* Stamm eine kräftige Population bildete. Nur hier wurde eine deutliche Zunahme der Individuenzahl registriert, die sogar die in Reinhaltung erreichten Zahlen überstieg.

In allen anderen Kombinationen war deutlich die schwächere Stellung der BT-P zu erkennen. In den 12 Mischhaltungsaquarien starb BT-P in 8 Fällen aus, dreimal (P2, U2, O2) lagen die Individuenzahlen sehr niedrig und weit unter denen der *B.glabrata*-Population in demselben Aquarium.

Die BG-RIO-Populationen entwickelten sich in Mischhaltung mit BT-P wesentlich besser als in Reinhaltung (vgl. B,G). Dies traf sowohl für die miracidienfreie Mischhaltung (P) wie auch für die Mischhaltung mit Miracidien (V) zu, in der auch BT-P eine bessere Populationsentwicklung als in Reinhaltung zeigte (vgl. E, K).

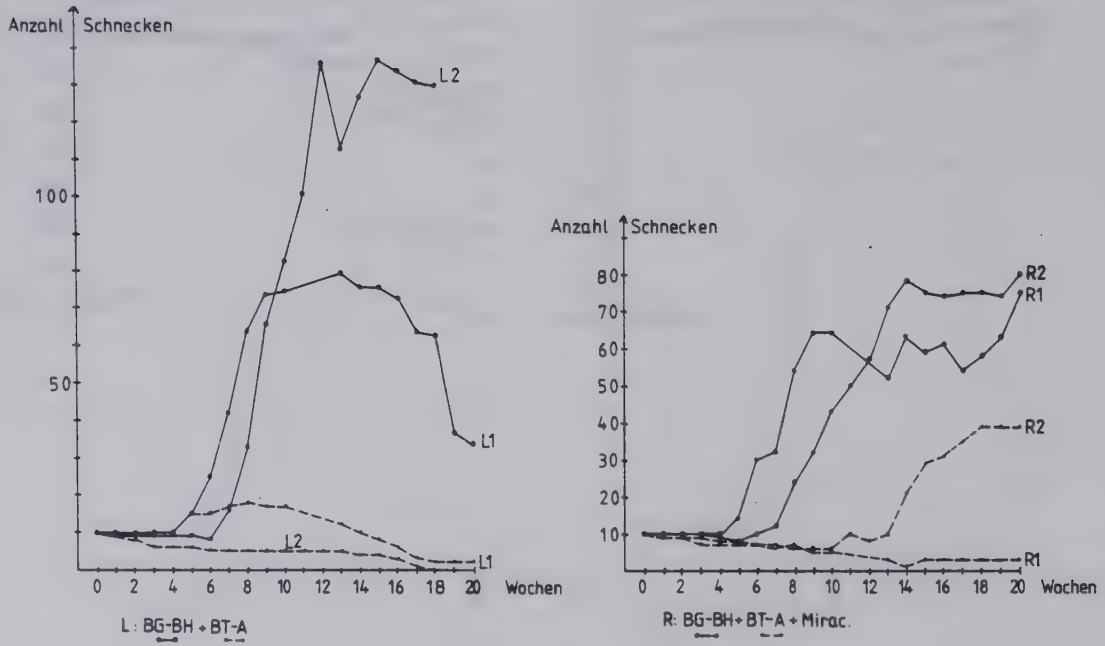


Abb.5a: Populationsentwicklung in Mischhaltung von BG-BH und BT-A mit und ohne Miracidien

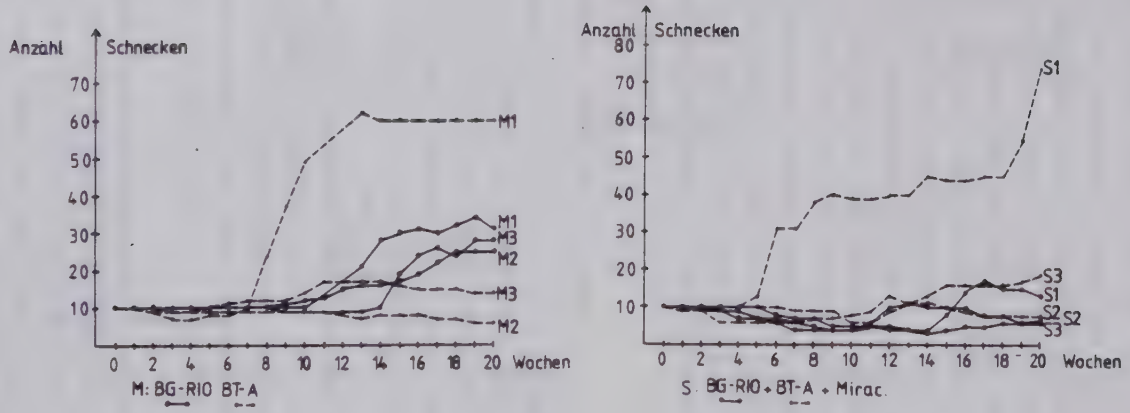


Abb.5b: Populationsentwicklung in Mischhaltung von BG-RIO und BT-A mit und ohne Miracidien

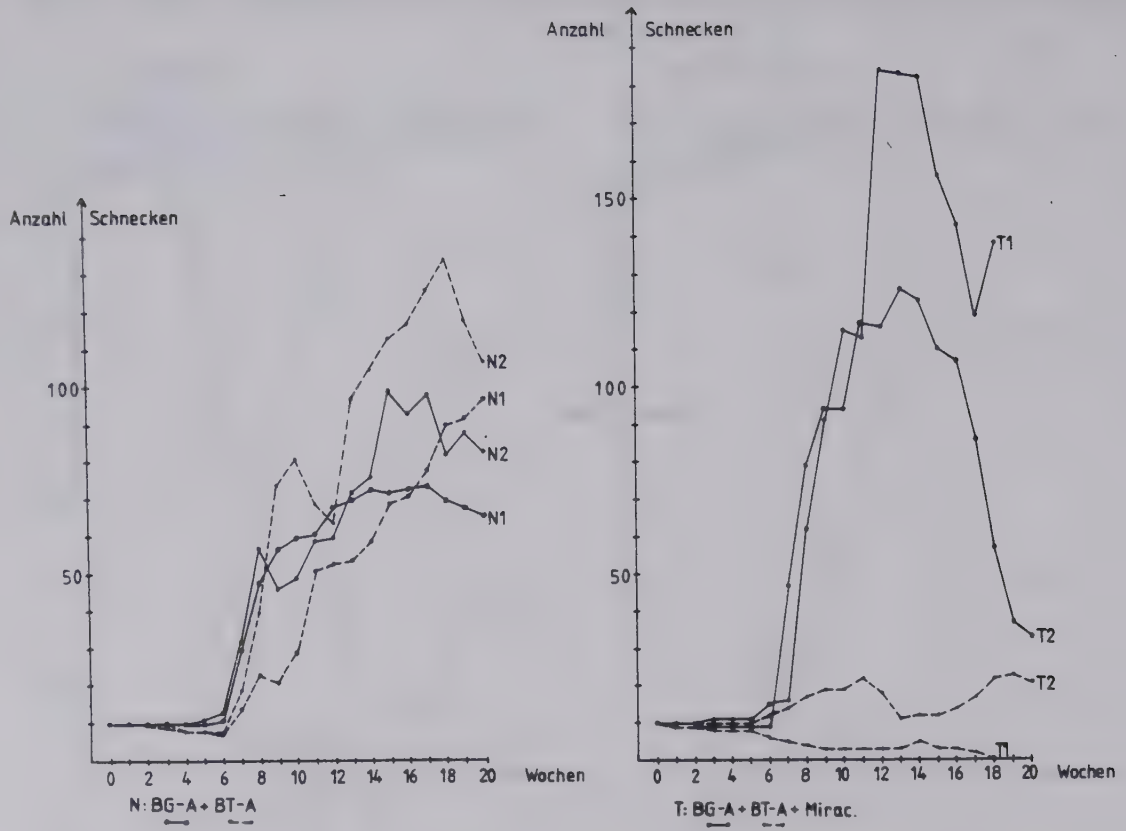


Abb.5c: Populationsentwicklung in Mischhaltung von BG-A und BT-A mit und ohne Miracidien

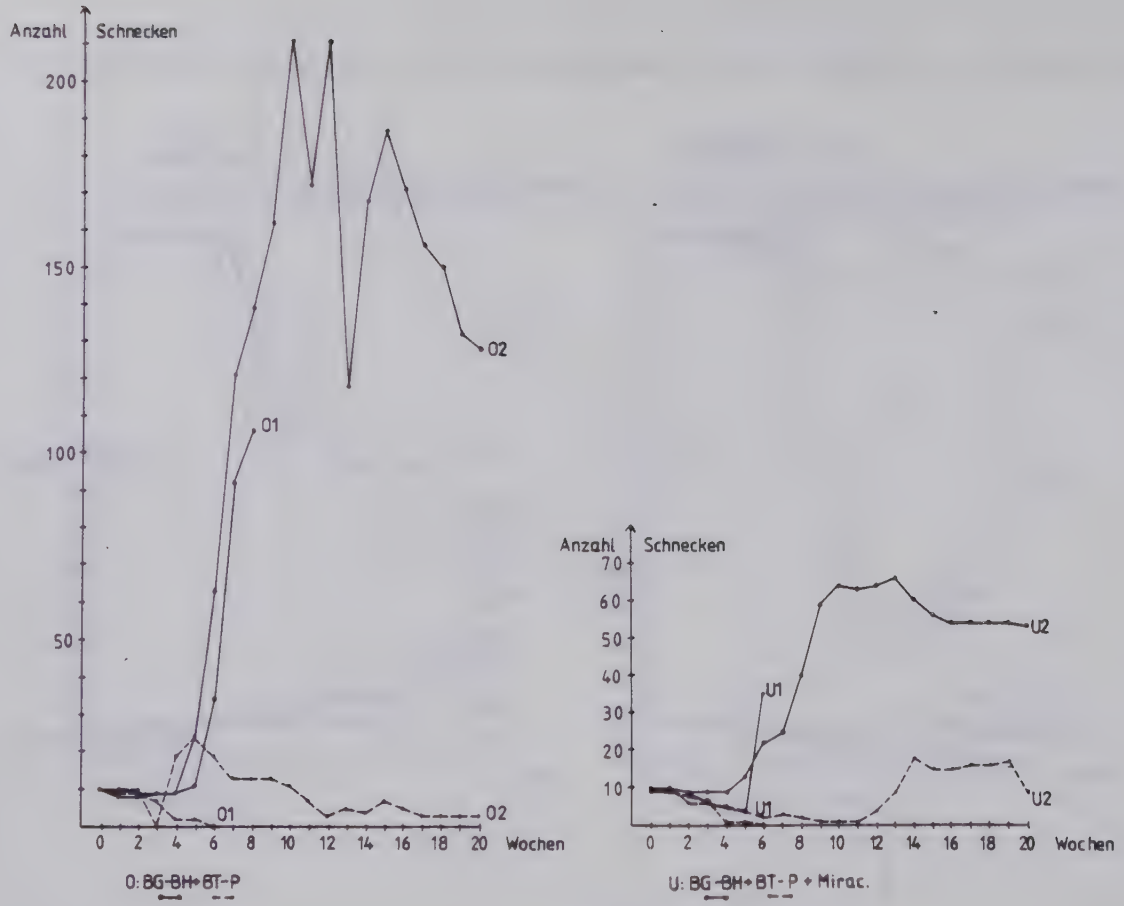


Abb.5d: Populationsentwicklung in Mischhaltung von BG-BH und BT-P mit und ohne Miracidien

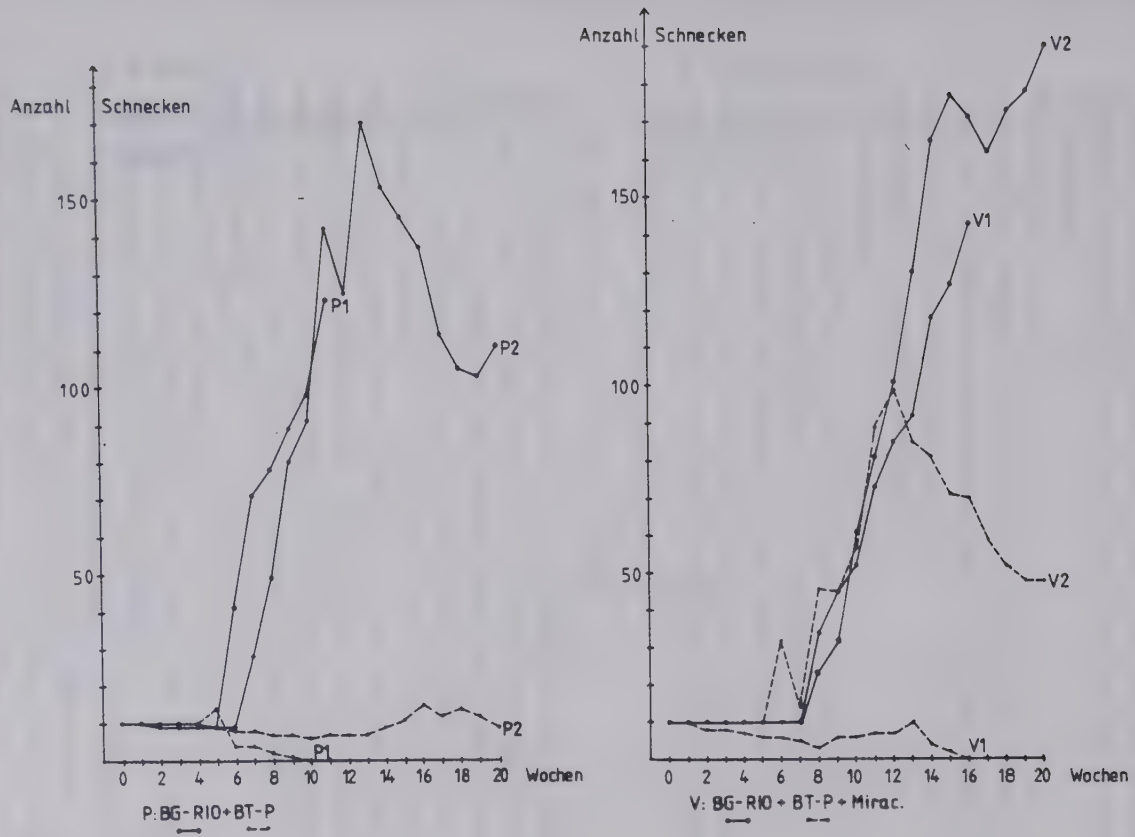


Abb.5e: Populationsentwicklung in Mischhaltung von BG-RIO und BT-P mit und ohne Miracidien

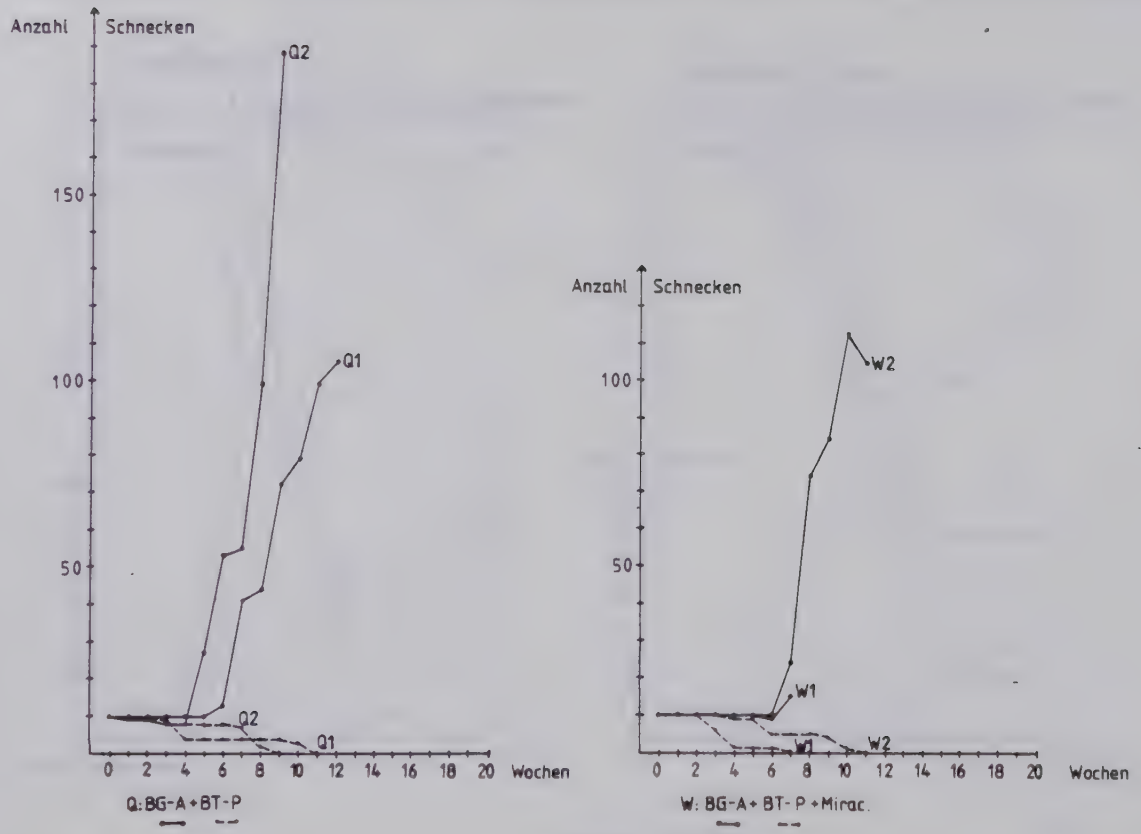


Abb.5f: Populationsentwicklung in Mischhaltung von BG-A und BT-P mit und ohne Miracidien

3.2.3. Effekt der Miracidien auf die Populationsentwicklungen

Während die Miracidienzugabe auf die verschiedenen Stämme in Reinhaltung nur bei BT-A eine Wirkung zeigte, ist in Mischhaltung neben Wirkung der Miracidien auf beide *B.tenagophila*-Stämme auch ein Effekt bei *B.glabrata*- Stämmen zu erkennen.

B.glabrata:

In O und U (BG-BH + BT-P) und M und S (BG-RIO + BTA) war jeweils das Populationswachstum der *B.glabrata*-Population bei Anwesenheit von Miracidien verringert gegenüber der miracidienfreien Mischhaltung.

B.tenagophila:

In V und P (BG-RIO + BT-P) war nur in Anwesenheit von Miracidien ein Zuwachs der BT-P Population möglich.

Die BT-A Population wurde in Mischhaltung mit BG-RIO (M/S) gar nicht, mit BG-A (N/T) negativ, und mit BG-BH (L/R) eventuell positiv durch die Anwesenheit von Miracidien beeinflusst.

3.2.4. Jungschnecken und Mortalität

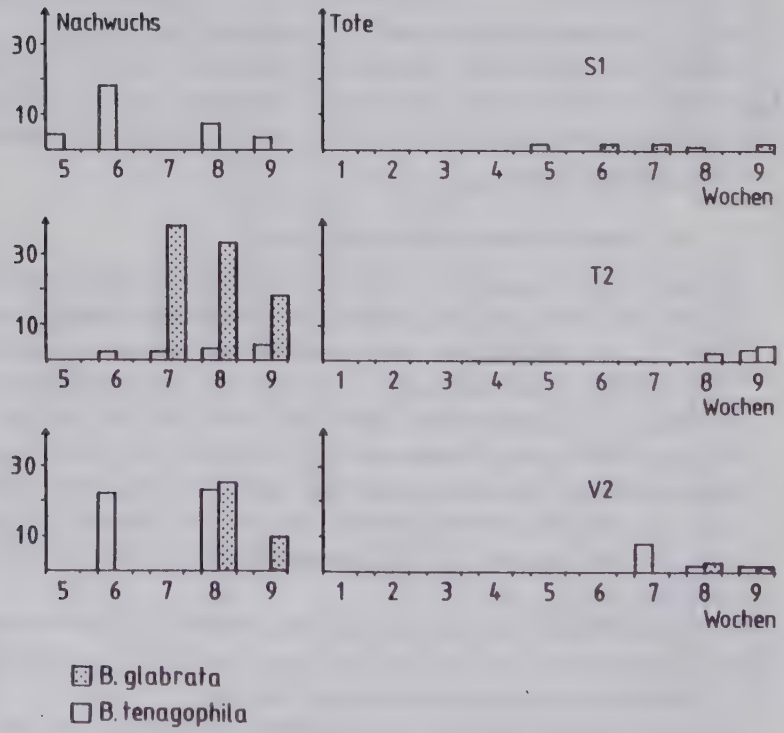
In allen Mischaquarien fiel die Entscheidung zugunsten einer Art meist in den ersten neun Versuchswochen (siehe Abb. 5). Das Aufkommen an Jungschnecken sowie die Mortalität aller Altersklassen in den ersten neun Wochen ist in Tab. 14 dargestellt. Die Art, die in den ersten 9 Wochen höhere Nachkommenzahlen entwickelte, überwog in den späteren Versuchswochen. War die Zahl der Jungschnekken bei beiden Arten in etwa gleich, so kam es zur Koexistenz der beiden betreffenden Stämme (N1, N2, V2 in Abb. 5).

Die Mortalität in dieser Zeit hat meist nur eine untergeordnete Bedeutung für die Entscheidung über die Zahlenverhältnisse zwischen den beiden Arten.

In Abb. 6 ist die Zahl der Jungschnecken und die Mortalität für Versuche S1 (*B.glabrata* < *B.tenagophila*), T2 (*B.glabrata* > *B.tenagophila*) und V2 (*B.glabrata* = *B.tenagophila*) als Beispiele von Versuchen mit unterschiedlichem

Ausgang der Mischhaltung graphisch dargestellt. Die Entscheidung zwischen den Arten fällt danach bereits sehr früh, und nur die sich ausreichend fortpflanzende Art konnte in diesen Versuchen die andere unterdrücken.

Abb. 6:
Versuchsreihe II: Anzahl der Nachwuchsschnecken (in Woche 5-9) und der toten Schnecken (Woche 1-9) in Mischhaltungsversuchen S1: BG-RIO + BT-A + Miracidien
T2: BG-A + BT-A + Miracidien
V2: BG-RIO + BT-P + Miracidien



Tab. 14:

Versuchsreihe II: Mortalität und Nachkommenzahl (ab 3mm) in Versuchswochen 1-9

Versuche	*B.glabrata*		*B.tenagophila*		
ohne Mirac.	Jungschn.	Tote	Jungschn.	Tote	Ergebnis
L1 BG-BH + BT-A	64	1	8	1	BT fast †
L2	58	1	0	1	BT †
M1	0	0	30	3	BG < BT
M2 BG-RIO + BT-A	1	0	0	1	BG (>) BT
M3	0	0	3	1	BG (>) BT
N1 BG-A + BT-A	48	1	16	5	BG = BT
N2	48	12	68	4	BG = BT
O1 BG-BH + BT-P	26	2	0	10	BT †
O2	153	2	24	21	BT fast †
P1 BG-RIO + BT-P	77	1	7	16	BT †
P2	71	1	0	3	BG ≫ BT
Q1 BG-A + BT-P	62	0	0	6	BT †
Q2	156	2	0	10	BT †

Versuche	*B.glabrata*		*B.tenagophila*		
mit Mirac.	Jungschn.	Tote	Jungschn.	Tote	Ergebnis
R1 BG-BH + BT-A	57	3	0	6	BT fast †
R2	25	3	3	4	BG > BT
S1	0	6	31	2	BG ≪ BT
S2 BG-RIO + BT-A	0	6	2	4	BG = BT
S3	1	7	1	2	BG (<) BT
T1 BG-A + BT-A	85	0	0	7	BT †
T2	89	5	11	2	BG ≫ BT
U1 BG-BH + BT-P	31	7	0	10	BT †
U2	54	8	0	9	BG ≫ BT
V1 BG-RIO + BT-P	35	0	6	10	BT †
V2	25	3	45	10	BG = BT
W1 BG-A + BT-P	6	1	0	10	BT †
W2	75	1	0	6	BT †

3.2.5. Infektionsraten

3.2.5.1. Infektionsraten der einzelnen Stämme in Rein- und Mischhaltung

Die Infektionsraten von *B.tenagophila* lagen in Rein- wie auch in Mischhaltung zwischen 0 und 7%. *B.glabrata* hingegen erreichte Infektionsraten von 12 bis 50% (Tab. 15).

BG-BH: Im Vergleich zur Reinhaltung von BG-BH (F) ist die Infektionsrate in Mischhaltung mit BT-A (R2) signifikant erhöht (χ^2-Test, $p < 0.025$). Die Infektionsraten aller anderen BG-BH Populationen in Mischhaltung unterschieden sich nicht signifikant von den Infektionsraten der Reinhaltung (F).

BG-A: Der Albino-Stamm von *B.glabrata* wies in Mischhaltung mit BT-A (T1) eine signifikant erniedrigte Infektionsrate gegenüber der Reinhaltung (H) auf (χ^2-Test, $p < 0.025$). Auch in Mischhaltung mit BT-P (W) wurde eine leichte Erniedrigung (χ^2-Test, $p < 0.1$) der Infektionsrate der BG-A Population beobachtet.

BG-RIO: Die Infektionsraten der BG-RIO Populationen unterschieden sich in Rein- und Mischhaltung nicht signifikant voneinander.

3.2.5.2. Gesamtinfektionsraten in Mischhaltung

Die Gesamtinfektionsrate wurde folgendermassen berechnet:

$$I(\text{Gesamt}) = \frac{\text{BG infiziert} + \text{BT infiziert}}{\text{BG gesamt} + \text{BT gesamt}} \times 100$$

Die Gesamtinfektionsraten der Mischpopulationen von BG-BH mit BT-A oder BT-P (R, U) unterschieden sich nicht signifikant von der für BG-BH in Reinhaltung ermittelten Infektionsrate.

Unter den Mischpopulationen von BG-A mit BT-A oder BT-P (T und W) sind die Gesamtinfektionsraten von T1 (χ^2-Test, $p < 0.05$) und W2 (χ^2-Test, $p < 0.01$) signifikant gegenüber der Reinhaltung von BG-A (H) erniedrigt.

Ebenfalls signifikant erniedrigte Gesamtinfektionsraten weisen die Mischpopulationen von BG-RIO mit BT-A (S1) oder BT-P (V2) auf (χ^2-Test, $p < 0.05$ bzw. $p < 0.01$).

Tab. 15:

Versuchsreihe II: Durchschnittliche Infektionsraten

*signifikant gegenüber F bis K erniedrigte oder erhöhte Werte

Versuch	BG-BH	BG-RIO	BG-A	BT-A	BT-P	I(Gesamt)
F1	26.1%					
F2	21.9%					
G1		28.0%				
G2		34.5%				
H1			36.0%			
H2			28.3%			
I1				0.5%		
I2				-		
I3				-		
K1					-	
K2					-	
R1	31.0%			3.4%		28.9%
R2	45.7%*			0.7%		33.8%
S1		49.7%		1.5%		10.0%*
S2		13.9%		-		6.4%
S3		12.9%		-		3.7%
T1			15.5%*	-		14.9%*
T2			33.0%	-		27.2%
U1	(5.1%)				-	(5.0%)
U2	24.5%				0.8%	21.1%
V1		17.3%			3.2%	16.3%
V2		16.0%			0.1%	10.4%*
W1			14.7%		-	13.9%
W2			14.4%*		6.9%	13.9%*

4. DISKUSSION

4.1. Versuchsreihe I

4.1.1. Versuch 1

Dieser Versuch sollte an einer relativ kleinen Stichprobe das Penetrationsverhalten der Miracidien an empfänglichen und unempfänglichen Schnecken beleuchten.
Obwohl in *B.tenagophila* keine Entwicklung des Parasiten möglich war, drangen die Miracidien in gleichem Masse in diese Schnecken ein wie in *B.glabrata* (vergleiche auch Versuch 2). Zudem kam es signifikant früher zur Penetration als bei *B.glabrata*. Dies verdeutlicht, dass eine Schnecke nicht unbedingt schon vor Penetrationsbeginn vom Miracidium als ungeeignet erkannt wird; vielmehr wurden die Miracidien auch durch die zwei untersuchten *B.tenagophila*-Stämme stark angezogen und zur Penetration angeregt. Dies entspricht den Beobachtungen von Brooks (1953), der bei Untersuchungen an *Tropicorbis havanensis* (syn. *Biomphalaria havanensis* Pfeiffer) und *Australorbis glabratus* (syn. *B.glabrata*) keine Abhängigkeit zwischen Empfänglichkeit der Schnecke und Anlockung der *S.mansoni*-Miracidien oder deren Pentrationsbereitschaft fand.
Die in meinem Versuch ermittelten Infektionsraten von 35% und 40% bei BG-BH, BG-A und BG-RIO lagen zwar in gleicher Grössenordnung, gingen jedoch auf unterschiedliche Penetrationsraten zurück (Tab. 4). Während die Penetrationsrate bei BG-BH lediglich 50% betrug, lag sie für BG-RIO bei 75%, für BG-A bei 80%.
Die Penetrationsraten unterschieden sich wesentlich stärker als die Infektionsraten. Der Grund lag im unterschiedlichen Entwicklungserfolg der Miracidien in den verschiedenen Stämmen. Die besten Chancen hatten eingedrungene Miracidien in BG-BH, in der 70% zur Weiterentwicklung kamen. Dieser Prozentsatz lag für BG-RIO und BG-A erheblich niedriger. Für die Parasitenpopulation als Ganzes bedeutet dies eine erfolgsstabilisierende Kompensation zwischen Penetrations- und Weiterentwicklungsfähigkeit.

Die gute Anpassung zwischen dem *Schistosoma mansoni*-Stamm und seinem angestammten Zwischenwirt, BG-BH, wird in der höheren Weiterentwicklungschance der Miracidien deutlich. Wo eine geringere Zahl Schnecken penetriert werden muss, um zur gleichen Infektionsrate zu gelangen, liegt eine geringere Belastung der Schneckenpopulation durch den Parasiten vor. Nach Kastenholz (1984) bedeutet nämlich Abwehr gegen ein penetriertes Miracidium in einem resistenten Individuum einen erheblichen Energieaufwand für die Schnecke. Möglicherweise erkennen die Miracidien (Belo Horizonte Stamm) bei ihrem gewohnten Zwischenwirt (BG-BH) die ungeeigneten Individuen bereits vor einem Penetrationsversuch und schonen so die Wirtspopulation und sich selbst. Ein solches, noch hypothetisch postuliertes, Erkennen funktioniert allerdings sicherlich nicht bei der anderen Schneckenart, ja nach den Ergebnissen dieses Versuchs wahrscheinlich schon bei einem anderen Stamm der gleichen Art nicht mehr.

Die beobachtete geringe Penetrationsrate der Miracidien in BG-BH (im Vergleich zu Versuch 2) ist auch unter dem Aspekt der nur 20-minütigen Exposition zu sehen. In Versuch 2 wurde deutlich, dass Penetrationen in BG-BH in den ersten 30 Minuten zwar auch zahlenmässig hinter denen der anderen Stämme zurückblieben, nach weiteren 30 Minuten jedoch eine Angleichung der Penetrationsraten stattgefunden hatte.

Die bei zwei BT-P-Individuen beobachteten narbenartigen Bereiche an Fuss bzw. Fühler hatten keine Ähnlichkeit mit intakten Muttersporocysten, rühren aber wahrscheinlich von Gewebsreaktionen der Schnecke gegen eingedrungene Miracidien her. Es könnte sich um nicht eingekapselte, aber im langsamen Abbau befindlichen Muttersporocysten handeln, wie sie von Sullivan & Richards (1981) in unempfänglichen Schnecken beschrieben wurden. Er fand drei Wochen p.i. keine Reste dieser Abbaustadien mehr. Histologische Untersuchungen des Verbleibs der penetrierten Miracidien in *B.tenagophila* wären in der Folge notwendig, um die Gewebsreaktionen etwa auf sie zurückzuführen.

4.1.2. Versuch 2

Im vorangegangenen Versuch 1 wurde nachgewiesen, dass Miracidien des verwendeten *S.mansoni*-Stammes in alle fünf untersuchten Schneckenstämme penetrieren. Deshalb wurden alle in Versuch 2 nach 5 Std. nicht mehr auffindbaren Miracidien als "penetriert" betrachtet, wenngleich die Möglichkeit besteht, dass einzelne Miracidien im Verlaufe des Versuchs abgestorben waren. Da jedoch tote Miracidien praktisch nicht mehr zu erkennen sind, sie andererseits bei 25°C eine mittlere Lebenserwartung von ca. 14 Std. haben (Anderson et al. 1982), erschien mir diese Vorgehensweise gerechtfertigt.

Im Durchschnitt aller Versuchsgruppen waren nach 60 Minuten nur noch 10% der ursprünglich vorhandenen Miracidien auffindbar. Der optimale Penetrationszeitpunkt liegt demnach recht bald nach dem ersten Schneckenkontakt (siehe auch Versuch 1). Dies ist jedoch nicht gleichzusetzen mit dem entsprechenden Zeitraum nach dem Schlüpfen, da ich die Miracidien erst ab 30 Minuten nach Schlüpfen für die Versuche verwendete. Saladin (1979) stellte fest, dass Miracidien direkt nach dem Schlüpfen noch nicht so stark auf geeignete Zwischenwirtsschnecken reagieren wie etwas später. Dies könnte darauf hindeuten, dass sie sich zunächst grossflächig verteilen, ehe sie geeignete Schnekken zur Penetration aufsuchen, ein für Parasit und Zwischenwirt biologisch sinnvolles Verhalten.

Die Infektiosität der Miracidien nimmt im Alter von 4-7 Stunden ab (Evans 1985, Chernin 1968, Anderson et al. 1982). Im vorliegenden Versuch waren die Miracidien bei Versuchsende 5.5 Std. alt mit entsprechend geringer Penetrationsbereitschaft. Alle beobachteten Penetrationen fanden bis 2.5 Std. nach Versuchsbeginn statt. Zwischen 2.5 und 5.0 Std. wurden keine weiteren Penetrationen beobachtet. Abnehmende Penetrationsbereitschaft und die hohe Penetrationsrate in der ersten Stunde nach Schnekkenkontakt erscheint biologisch sinnvoll unter dem Aspekt einer mit zunehmenden Alter abnehmenden Infektiosität.

Die Penetrationsrate von *B.glabrata* unterschied sich nicht von der für *B.tenagophila* ermittelten. Nur unter den einzelnen Stämmen unterschieden sich die Ergebnisse von BG-BH und BT-P gegenüber BT-A signifikant. Bei BG-BH und BT-P penetrierten 8% der Miracidien nicht; 92% penetrierten, während bei BT-A 100% penetrierten (Tab. 8). Es ist also auch hier kein auf den Grad der Empfänglichkeit der Schneckenart zurückzuführender Unterschied in der Penetrationsbereitschaft der Miracidien festzustellen (siehe auch Versuch 1).

Die Steigerung der Penetrationsraten im Verlaufe der Zeit (Tab. 7) ist am höchsten für BG-BH zwischen 0.5 und 1.0 Std. Bei den anderen Stämmen liegt sie niedriger, da der grösste Anteil der Miracidien bereits zwischen 0 und 0.5 Std. penetrierte. Dieses im Vergleich zu den anderen Stämmen anfänglich zögernde Eindringen der Miracidien in BG-BH wurde schon in Versuch 1 deutlich. Bei guter Anpassung zwischen Wirt und Parasit könnte besonders kritische Auswahl des zu penetrierenden Wirtsindividuums eine "Verschwendung" von Miracidien und unnötig erhöhte Mortalität unter den Schnecken vermeiden helfen. Da hier nur ein einziges Schneckenindividuum angeboten wurde, wäre denkbar, dass die Miracidien nach einer gewissen Zeit auch in individuell weniger geeignete Schnecken eindrängen und so zu der relativ späten Steigerung der Penetrationsrate führen. Dies würde die verzögerte Penetration des Parasiten in den hochkompatiblen Schneckenstamm erklären.

Angesichts der kleinen Stichprobe, die nur einen Überblick über das Penetrationsverhalten der Miracidien in die verschiedenen Stämme geben sollte, müssten diese Ergebnisse noch in grösserem Umfang überprüft werden.

Auf Grund des in diesem Versuch ermittelten zeitlichen Verlaufs der Penetrationen wurde für die nachfolgenden Versuche eine Expositionszeit von 2.5 Std. als ausreichend erachtet, um maximal mögliche Penetrationsraten zu erzielen.

4.1.3. Versuch 3

Obwohl auch in diesem Versuch keine Infektionserfolge bei *B.tenagophila* erzielt wurden, kann nicht von einer generellen Unempfänglichkeit dieser Art ausgegangen werden. Zum einen sind im Verlaufe der Versuchsreihe II einzelne infizierte *B.tenagophila* erfasst worden, zum anderen wird *B.tenagophila* in Brasilien mit bis zu 51% Befallsrate gefunden (Paraense & Correa 1978). Aus Laborversuchen berichten verschieden Autoren von Infektionsraten zwischen 0% und 100%, wobei allerdings Infektionserfolge insgesamt selten auftraten. Meistens war *B.tenagophila* nicht infizierbar mit *S.mansoni* (Coelho 1962, Coimbra 1981, de Souza et al. 1983). Auch Basch (1976) berichtet in seiner Zusammenstellung von Infektionsversuchen verschiedener Autoren von nur sehr wenigen erfolgreichen unter sehr vielen Versuchen, *B.tenagophila* mit *S.mansoni* zu infizieren. *B.glabrata* hingegen ist sowohl im Labor wie auch im Freiland gut empfänglich für den Parasiten, und hohe Infektionsraten werden erreicht (Basch 1976).
Unterschiedliche geographische Herkunft von Parasit und Wirt bedeuten zwar nicht notwendigerweise Inkompatibilität; die Entwicklungsmöglichkeiten des Parasiten scheinen jedoch in Schnecken gleicher geographischer Herkunft besser zu sein (Saoud 1965, Kuntz 1978). Der von mir verwendete *S.mansoni*-Stamm stammt aus Belo Horizonte in Brasilien, wie auch der BG-BH Schnecken-Stamm. Die beiden anderen *B.glabrata*-Stämme sowie die *B.tenagophila*-Stämme stammen aus anderen geographischen Gebieten. Die ungefähre Entfernung des Herkunftsgebietes nach Belo Horizonte beträgt für BG-RIO 400 km, für BG-A 5000 km, für BT-A 1000 km und für BT-P 1500 km. Die trotz dieser Entfernungen beobachteten gleichen Infektionserfolge bei den drei *B.glabrata*-Stämmen deuten darauf hin, dass die Kompatibilität zwischen Parasit und Schnecke nicht unbedingt mit der Entfernung abnimmt. Auch eine mögliche Adaptation an eine konstant optimale Laborhaltung könnte hier mitspielen.
Paraense & Correa (1981) verglichen Parasit/Wirt-Paare

S.mansoni/B.glabrata aus Belo Horizonte und *S.mansoni/B.tenagophila* aus Sao Paulo, und schlossen, dass es sich um zwei "biologische Rassen" von *S.mansoni* handele. Dabei war das Belo Horizonte-Paar besser aneinander angepasst als das Sao Paulo-Paar. Die für die Entwicklungschancen des Parasiten entscheidenden Faktoren liegen demnach nicht nur bei der Schnecke, sondern auch in den Eigenschaften des jeweiligen Parasitenstammes begründet.
Ein weiterer Hinweis auf die Bedeutung der Miracidien für den Kompatibilitätsgrad zwischen Parasit und Zwischenwirt findet sich bei C.A. Wright (1974). Er berichtet, dass die starke Wirtsbindung von *S.intercalatum* (Fisher) an *Bulinus scalaris* (Dunker) und *S.mattheei* (Veglia et Le Roux) an *B. globosus* (Morelet) bei Kreuzung der beiden Schistosomen verlorenging. Die Hybriden konnten sich drei Generationen lang in beiden *Bulinus*-Arten entwickeln, verloren aber allmählich die Fähigkeit zur Entwicklung im Zwischenwirt des mütterlichen Elters, woraus auf einen vom Vater vererbten Infektiositäts-Faktor geschlossen wurde. Es wurde damit deutlich, dass nicht allein der Empfänglichkeitsgrad der Schnecke für die Wirtsspezifität verantwortlich war.
Die *Schistosoma*-Miracidien haben im vorliegenden Versuch in allen 5 Stämmen zu einer Erhöhung der Mortalität geführt. Obwohl es in *B.tenagophila* zu keiner Weiterentwicklung von Parasitenstadien und damit zu keiner Infektion kam, wurden die Schnecken offenbar durch die penetrierten Miracidien so stark geschwächt, dass erhöhte Mortalität resultierte. Da von mir keine Muttersporocysten in *B.tenagophila* beobachtet wurden (siehe auch Versuch 1), muss die Abwehr der Schnecke gegen eingedrungene Miracidien sehr früh einsetzen. Die im Durchschnitt bei 25% liegende penetrationsbedingte Mortalität bei *B.tenagophila* bedeutet einen schweren Verlust für die Population, natürlich auch für die des Parasiten. Die penetrationsbedingte Mortalität von *B.glabrata* lag bei durchschnittlich 10% und weist auf die geringere Belastung dieser Schneckenpopulation hin.

4.1.4. Versuch 4

Die hier angewandte Versuchsanordnung ermöglichte eine längere und wiederholte Exposition der Schnecken. Die Miracidien hatten 50 Schnecken zur Auswahl, und nicht nur eine, wie in Versuch 3. Durch die wiederholte Exposition über 7 Tage wurde jede Schnecke insgesamt einer Zahl von durchschnittlich 14 Miracidien exponiert. Der Versuch wurde mit BG-BH und BT-A jeweils als Vertretern der Arten ausgeführt.

Die gestaffelte Exposition führte bei BT-A zu geringerer Mortalität als bei einmaliger Exposition mit einer hohen Miracidiendosis (vergleiche Versuch 3, Tab. 9). BT-A scheint bei diesem Expositionsmodus weniger unter Belastung durch Abwehr der Miracidien oder weiterer Parasitenstadien zu leiden. Kastenholz (1984) berichtet von einer erworbenen Teilresistenz bei *B.glabrata*, wenn sie Miracidien in 3-tägigen Abständen exponiert wird. Sollte auch BT-A fähig sein, eine solche Teilresistenz bei wiederholter Exposition zu erlangen, so wäre eine erleichterte Abwehr der später zugegebenen Miracidien gegenüber den ersten Miracidiengaben zu erwarten. Die Folge wäre eine geringere Belastung der Schnecke, wenn spätere Expositionen erfolglos bleiben.

Bei BG-BH war im Vergleich zu Versuch 3 kein Unterschied in der Mortalität festzustellen, jedoch eine erhöhte Infektionsrate. Die von Kastenholz ermittelte Teilresistenz für diesen Stamm war bei seinen Versuchen erkennbar an weniger Mehrfachinfektionen bei gestaffelter Exposition. Die Zahl der Mehrfachinfektionen wurde im vorliegenden Versuch nicht ermittelt; es ist möglich, dass sie auch hier verringert war. Sicher erscheint mir jedoch, dass bei dem hier gewählten Expositionsmodus eine etwa erworbene Teilresistenz nicht zu einer Verringerung der Infektionsrate führt. Der Expositionsmodus scheint vielmehr eine Erhöhung der Infektionsrate der Überlebenden zu ermöglichen.

Das wiederholte Einbringen geringer Miracidienzahlen in die Schneckenaquarien entspricht gegenüber den im Labor

sonst üblichen simultanen Expositionen eher den natürlichen Infektionsbedingungen. Daher ist die für hohe Miracidiendichte (Versuch 3, 8 Miracidien) ermittelte hohe Mortalität nicht unbedingt ein Hinweis auf ebenso hohe Populationsschäden im Freiland. Derart massive Miracidienexpositionen, vor allem auf so begrenztem Raum, dürften dort kaum vorkommen. Es ist eher von einer geringen, aber relativ gleichverteilten Exposition mit Miracidien auszugehen, wodurch die Schneckenpopulationen weniger belastet werden, wie die Ergebnisse dieses Versuchs verdeutlichen.

4.1.5. Versuch 5

Aus den Ergebnissen der vorangegangenen Versuche ist bekannt, dass die Miracidien des *S.mansoni*-Stammes in alle fünf Stämme von *B.glabrata* und *B.tenagophila* eindrangen. Im vorliegenden Versuch sollte nun festgestellt werden, ob die Miracidien eine Art zur Penetration bevorzugen, wenn ihnen beide angeboten werden.
Die Tatsache, dass die Infektionsrate der BG-BH Teilgruppe in den Mischpaaren um 50% verringert war gegenüber der Kontrolle, verdeutlicht, dass die Miracidien auch in dieser Versuchsanordnung in Schnecken beider Arten eindrangen. Da sich in *B.tenagophila* keine Infektion manifestierte, wurde die Gesamtinfektionsrate der Mischpaare verringert. Im Idealfall, nämlich wenn die Miracidien keine der beiden Arten zur Penetration bevorzugen, verteilt sich die Penetration des einzelnen Miracidiums zu je 50% auf die beiden Schnecken des Paares. Bei den reinen BG-BH Paaren führte dies zu einer Infektionsrate von 40%. Auch in der Teilgruppe der BG-BH in den Mischpaaren wäre eine Infektionsrate von 40% zu erwarten, wenn in der Hälfte der Fälle das Miracidium in die BG-BH, in der anderen Hälfte in die BT-A Schnecke eingedrungen wäre. Tatsächlich aber ist die BG-BH Teilgruppe der Mischpaare nur zu 20% infiziert. Demnach sind nur die Hälfte der zu erwartenden Penetrationen tatsächlich eingetreten, und ein unerwartet grosser Teil der Miracidien muss in die

BT-A Schnecken eingedrungen sein. Die Miracidien penetrieren demnach bevorzugt in Schnecken des BT-A Stammes, wenn ihnen BT-A und BG-BH zur Wahl stehen. Dadurch wurde wohl die Infektionsrate bei BG-BH verringert.
Falls dieser Effekt auch bei Mischhaltung einer grösseren Schneckenzahl aufträte, wäre ein deutliches Absinken der Infektionsrate der *B.glabrata*-Teilpopulation (im Vergleich zur reinen *B.glabrata*-Population) zu erwarten. Wenn ein solcher Effekt zudem noch im Freiland zur Wirkung käme, könnte die Infektionsrate einer *B.glabrata*-Population durch Einbringen von *B.tenagophila* gesenkt werden. Um die Verringerung der Infektionsrate über einen längeren Zeitraum hinweg aufrecht zu erhalten, müsste eine Koexistenz der beiden Arten möglich sein. Zur Klärung dieser Frage wurde die Versuchsreihe II durchgeführt.

4.1.6. Versuch 6

Die Bewegungseinschränkung der Miracidien in der Körperflüssigkeit der beiden *B.tenagophila*-Stämme erklärt die für diese Stämme ermittelte Infektionsrate von meistens 0%. Erwartungsgemäss waren die Miracidien in der Körperflüssigkeit der drei *B.glabrata*-Stämme, die alle für den Parasiten empfänglich sind, nicht beeinträchtigt.
Die Bewegungseinschränkung wurde sichtbar in der Verringerung der Schwimmgeschwindigkeit. Wahrscheinlich ist dies auf die feinkörnigen Anlagerungen an der Miracidienoberfläche zurückzuführen, die die Cilien in ihrer Bewegung hemmen (Senterfit 1958). Durch Zurückstreifen dieser Anlagerungen an das Hinterende der Miracidien kam es zur Ausbildung der beobachteten fädigen Anhänge. Diese mikroskopisch sichtbaren Vorgänge mögen ihre Ursache in Reaktionen der Schneckenhämolymphe auf die Miracidien haben.
Schon Benex & Lamy (1959) führten Versuche mit *S.mansoni*-Miracidien und Schneckenextrakten aus. Ihre Ergebnisse entsprachen meinen insofern, als bei verschieden Planorbiden eine Immobilisierung der Miracidien entsprechend

der Empfänglichkeit der jeweiligen Schnecke gefunden wurde. Benex & Lamy führten die Beeinträchtigung der Miracidien auf eine "Miracidien-Immobilisierende-Substanz" zurück. Granath & Yoshino (1984) vermuten eine "Alles-oder-Nichts" Wirkung eines Stoffes, der oberhalb einer bestimmten Konzentration durch Aktivierung von Haemocyten vor einer *S.mansoni*-Infektion schützt, unterhalb der kritischen Konzentration jedoch keine Wirkung zeigt.

Verschiedene Autoren berichten von physiologischen Abwehrmechanismen der Schnecken. So wird von zellulärer Abwehr (Newton 1954, Brooks 1953, Pan 1965, Lie et al. 1974, Cheng & Garrabrant 1977, Loker & Bayne 1982, Joky 1982), und auch von Hinweisen auf humorale Abwehr (Pan 1965, Lie et al. 1974, Lie et al. 1980, Michelson 1986) bei *Biomphalaria* berichtet. Es stellt sich die Frage, ob diese Abwehr der Schnecken, sei sie zellulär oder humoral, erst durch den Miracidienkontakt hervorgerufen wurde, oder ob sie in den allgemeinen physiologischen Verhältnissen der Schnecken begründet liegen.

Lie et al. (1977) und Lie (1982) vermuten, dass die Unverträglichkeit zwischen *S.mansoni* und einzelnen *B.glabrata*-Stämmen entweder auf aktiver Abwehr durch die Schnecken oder auf ungünstigen Entwicklungsbedingungen für den Parasiten beruhen kann. Mit Sicherheit kann im vorliegenden Versuch nur gesagt werden, dass die Möglichkeit eines durch den Parasiten induzierten Abwehrmechanismus in der Art einer erworbenen "Resistenz" (Kastenholz 1984) entfällt, da keine der verwendeten Schnekken zuvor Miracidienkontakt hatte. Die Miracidien müssen durch angeborene physiologische Eigenschaften der Schnekken beeinträchtigt worden sein.

Für eine solche physiologische Unverträglichkeit sprechen auch die Ergebnisse von Michelson & Dubois (1981). Sie fanden Isoenzyme der sauren Phosphatase eindeutig auf empfängliche und unempfängliche Schneckenstämme verteilt. Cheng & Garrabrant (1977) hatten bei Schnecken mit abgekapselten oder im Abbau befindlichen Sporocysten eine

erhöhte AcP Aktivität nachgewiesen.
Ein weiterer Hinweis auf die generelle und nicht-induzierte Wirkung der Hämolymphe auf die Miracidien, findet sich bei Michelson (1986). Er berichtet von verringerter Infektiosität von *S.mansoni*-Miracidien in hochempfänglichen *B.glabrata*, wenn die Miracidien mit *Helisoma*-Hämolymphe vorbehandelt wurden. Diese Beobachtungen sowie die Tatsache, dass ich nie Muttersporocysten oder Abbaustadien in *B.tenagophila* fand, weisen auf einen sehr frühen Entwicklungsstop der Miracidien in unempfänglichen Schnecken hin.

4.2. Versuchsreihe II

4.2.1. Populationsgrössen und Einfluss der Miracidien bei Reinhaltung der fünf Stämme

Aus den Ergebnissen der Versuche A bis K (Reinhaltung mit und ohne Miracidien) geht deutlich hervor, dass die infizierbaren *B.glabrata*-Stämme in Reinhaltung nicht vom Parasiten in ihrer Populationsentwicklung beeinflusst wurden. Für BG-BH, den angestammten Zwischenwirt des verwendeten *Schistosoma*-Stammes, wurde diese gute Anpassung zwischen Parasit und Zwischenwirt schon in den vorangegangenen Versuchen deutlich.

Unter den nahezu unempfänglichen *B.tenagophila*-Stämmen war BT-P unbeeinflusst vom Parasiten, während bei BT-A das Populationswachstum deutlich eingeschränkt war; und dies, obwohl in keinem der vorangegangenen Versuche Parasitenstadien (Sporocysten) in BT-A gefunden worden waren. Demnach muss der negative Effekt der Miracidien auf die Schnecken auch ohne Weiterentwicklung zur Muttersporocyste wirksam werden. Denkbar ist eine Schwächung der Tiere durch die Abwehr der eingedrungenen Miracidien (siehe Versuch 3). Diese negative Wirkung auf die Entwicklung der einzelnen Schnecken wird deutlich in der von Kastenholz (1984) berichteten signifikanten Verringerung des Gehäusedurchmessers bei penetrierten, aber nicht infizierten BG-BH im Vergleich zu infizierten, aber auch zu nicht exponierten. Bei *B.tenagophila* wirkte sich der hohe Energieaufwand der einzelnen Schnecken negativ auf die gesamte Populationsentwicklung aus, indem das Populationswachstum im Vergleich zur miracidienfreien Haltung stark verringert war.

In den wenigen Fällen in Versuchsreihe II, in denen Cercarienausscheidung durch *B.tenagophila* beobachtet wurde, war die Cercarienmenge wesentlich geringer als bei infizierten *B.glabrata*. Dies deutet darauf hin, dass auch gegen ältere Parasitenstadien noch eine Abwehr seitens der Schnecke stattfindet. Zwar wird dadurch die Weiterentwicklung des Parasiten nicht verhindert, anscheinend aber stark unterdrückt.

Die geringen Populationsgrössen, die von BG-RIO und BT-P in Reinhaltung, unabhängig von einer Miracidienzugabe, erreicht wurden, liegen wahrscheinlich in äusseren Bedingungen begründet. Dass eine diesen Stämmen eigene geringe Reproduktionsrate nicht die Ursache für das schwache Populationswachstum sein kann, wurde in Versuch P (für BG-RIO) und V2 (für BT-P) deutlich, da hier beide Stämme grosse Populationen hervorbrachten.
Für BG-RIO führte ich die geringere Individuenzunahme zunächst auf das schnellere Wachstum und die grössere Biomasse der Schnecken dieses Stammes zurück. Thomas & Benjamin (1974) ermittelten nämlich für *B.glabrata* eine optimale Entwicklung bei 50-100ml Wasser/Schnecke. Denkbar wäre nun, dass die grössere BG-RIO mehr Wasser je Individuum bräuchte. Nach den Ergebnissen von Versuch P und V, in denen BG-RIO im gleichen Wasservolumen sehr hohe Individuenzahlen hervorbrachte, ist die Wassermenge je Schnecke jedoch sicherlich nicht der limitierende Faktor gewesen.

4.2.2. Populationsgrössen und Miracidieneinfluss in Mischhaltung

In einigen Aquarien sanken die Populationen der überlegenen *B.glabrata* (L1, O2, P2, T1, T2) nach anfänglichem Wachstum zwischen Woche 10 und 20 wieder auf niedrigere Werte ab. Das schnelle Populationswachstum zu Versuchsbeginn ist auf die grosse Zahl etwa gleichzeitig geschlüpfter Nachwuchsschnecken zurückzuführen. Durch die gleiche Ausgangsgrösse der Elternschnecken begann bei allen die Eiablage im selben Zeitabschnitt. Mit dem Wachstum der grossen Zahl junger Schnecken stieg die Biomasse rasch an, und da das Wasservolumen im Aquarium konstant blieb, trat ein "crowding-effect" ein. Für *Biomphalaria* und andere Wassertiere ist bekannt, dass in überbevölkerten Aquarien das Wachstum, die Reproduktion und die Entwicklung von Jungschnecken gehemmt werden. So führte die schnelle Individuenzunahme zum Absterben von Schnecken bei gleichzeitig verringerter Reproduktion

(Rose & Rose 1965, Berrie & Visser 1963, C.A. Wright 1960, Thomas et al. 1974 & 1975). Bis zum Einstellen eines Fliessgleichgewichts zwischen Natalitäts- und Sterberate in Anpassung an das vorhandene Wasservolumen sind solche Schwankungen der Populationsgrösse zu erwarten.
Besonders interessant sind die Ergebnisse der Mischhaltungsversuche P und V (BG-RIO + BT-P). Hier zeigten die beiden Stämme, die in Reinhaltung die schwächsten Populationen entwickelten, in Mischhaltung miteinander ein ganz anderes Bild. So erreicht BG-RIO nur in diesen Versuchen eine hohe Individuenzahl mit exponentieller Wachstumsphase der Population. Auch die BT-P-Population erreicht nur in Mischhaltung mit BG-RIO einmal eine exponentielle Wachstumsphase (V2). Hier scheint BT-P die BG-RIO-Population in ihrer Entwicklung zu fördern, obgleich sie selbst von der BG-RIO-Population in den meisten Fällen unterdrückt wird. Ähnliche Beobachtungen werden von Christie et al. (1981) bei Mischhhaltung von *Helisoma duryi* (Wetherby) mit *B.glabrata* berichtet. Dort wurde das Populationswachstum der *B.glabrata* durch *H.duryi* zwar unterdrückt, gleichzeitig aber übte *B.glabrata* einen fördernden Effekt auf die *Helisoma*-Population aus.
Der Effekt der Miracidien auf die Populationen war in Mischhaltung anders als in Reinhaltung. So wurde bei *B.glabrata*-Stämmen, obwohl in Reinhaltung nicht vom Parasiten in ihrer Populationsentwicklung beeinflusst, in den Mischhaltungsversuchen O/U (BG-BH + BT-P) und M/S (BG-RIO + BT-A) eine schwächere Populationsentwicklung bei Anwesenheit von Miracidien beobachtet. Diese Beobachtungen sprechen für eine grössere Belastung der betroffenen *B.glabrata*-Stämme, wenn sie gleichzeitig einer Artenkonkurrenz und Parasitenbefall ausgesetzt sind. Im Gegensatz dazu konnten die *B.tenagophila*-Stämme in zwei Mischhaltungsversuchen (R2: BG-BH + BT-A und V2: BG-RIO + BT-P) nur in Anwesenheit des Parasiten einen Populationszuwachs erreichen. Diese bessere Populationsentwicklung bei Anwesenheit von Miracidien ist möglicherweise auf den nachlassendem Konkurrenzdruck der durch die Doppelbelastung

geschwächten *B.glabrata* zurückzuführen. Dann würde sich die Auswirkung der Miracidien auf BT-A in Mischhaltung positiv auswirken, während in Reinhaltung ein negativer Effekt zu verzeichnen war.
Dieser für BT-A in Reinhaltung nachgewiesene negative Effekt der Miracidien auf die Populationsentwicklung wiederholte sich in Mischhaltung nur in Versuchen N/T (BG-A + BT-A). Da hier ohne Miracidien keine Anzeichen eines Verdrängungsphänomens sichtbar waren, konnte in Mischhaltung mit Miracidien kein positiver, den Konkurrenzdruck auf *B.tenagophila* mildernder Effekt der Miracidien wirksam werden. So wurde hier, wie in Reinhaltung, der negative Effekt auf die BT-A-Population deutlich. Diese Unterdrückung der *B.tenagophila* war in fast allen anderen Mischhaltungen schon in miracidienfreier Haltung zu beobachten.
Unter den Kombinationen von *B.glabrata*- und *B.tenagophila*-Stämmen scheinen BG-A und BT-A in miracidienfreier Haltung als einzige Kombination völlig ohne gegenseitige Beeinträchtigung miteinander koexistieren zu können.

4.2.3. Verdrängungsphänomene und ihre möglichen Mechanismen

Brockes (1981) stellte eine Hypothese auf, wonach "die unterschiedliche Infizierbarkeit von *B.glabrata* und *B.tenagophila* ... in unterschiedlichen geographischen Gebieten einen Vorteil für den nicht an den dort eventuell verbreiteten Parasiten angepasste *Biomphalaria*-Art bedeuten (mag)". Seine These stützt sich auf Berichte von Freilandbeobachtungen, in denen jeweils die eindringende Art gegenüber der ansässigen im Vorteil war. So wird unter anderem von der Verdrängung der angestammten *B.glabrata* durch eingeschleppte *B.tenagophila* (W.H. Wright 1973) oder *B.straminea* (Dunker) berichtet (Barbosa 1973), als auch von der Verdrängung von *B.tenagophila* durch eingewanderte *B.glabrata* (Paraense 1970).
Die Populationsverhältnisse in M/S, V2, R2 und eventuell noch U2 könnten durch die Hypothese erklärt werden. In

ihnen hatte die nicht an den Parasiten angepasste *B.tenagophila* in Gegenwart von *B.glabrata* jeweils in Haltung mit Miracidien eine Chance zur Entwicklung. Die Ergebnisse aller anderen Kombinationen von *B.glabrata* und *B.tenagophila* Stämmen, in denen meist die nicht an den Parasiten angepasste *B.tenagophila* ausstarb, scheinen der Hypothese zu wiedersprechen. Zumindest hier müssen andere Faktoren für die Verdrängung verantwortlich sein.

Schon die gegensätzlichen Freilandbeobachtungen zeigen, dass bei den Verdrängungsphänomenen viele Faktoren beteiligt sein müssen; die letztlich entscheidenden sind angesichts der Komplexität ökologischer Beziehungen sehr schwer zu beurteilen.

Von Frandsen & Christensen (1977) wird berichtet, dass infizierte *B.glabrata* leichter von *Helisoma* verdrängt werden als gesunde. Michelson & Dubois (1979) beobachteten eine wesentlich schnellere Verdrängung von *B.glabrata* durch *B.straminea* unter Parasitierung. Auch in meinen Versuchen wurde deutlich, dass Verdrängungsphänomene zum Teil von der Anwesenheit von Miracidien abhingen.

Die Belastung der *B.glabrata*-Population durch die Parasitenabwehr und Artenkonkurrenz erfordert Energie, die auf Kosten eines anderen, nicht lebenswichtigen physiologischen Vorganges verbraucht wird. Durch Einschränkung des Individualwachstums, wie von Kastenholz (1984) beobachtet, oder Verringerung der Eiablage könnte die notwendige Energie eingespart werden. Vielleicht ist dies auch ein Grund für die z.T. beobachtete schwächere Stellung der *B.glabrata* in Mischhaltung mit Miracidien.

Für die Verdrängungsphänomene in den miracidienfreien Aquarien müssen natürlich andere Mechanismen als die Parasitierung verantwortlich sein. Für die parasitierten Haltungen bedeutet dies eine Anzahl weiterer Faktoren, die zusätzlich berücksichtigt werden müssen.

Da in meinen Versuchen alle Aquarien unter gleichen Bedingungen gehalten wurden, spielten Temperatureffekte, wie sie nach Christie et al. (1981) im Verhältnis von *Helisoma* und *Biomphalaria* berichtet werden, keine Rolle.

Kawazoe (1976) berichtet, dass Laichballen von *B.tenagophila* und *B.glabrata* aus Brasilien bei 28°C die gleiche Entwicklungszeit benötigen. Zwar wurden meine Versuchsaquarien bei 26°C gehalten, der geringe Unterschied dürfte aber keine extremen Folgen für die Laichentwicklung zur Folge haben. Grundsätzlich sollte also der Einfluss der Temperatur auf die Laichentwicklung für die beiden *Biomphalaria*-Arten nicht verschieden sein. Es ist jedoch zu bedenken, ob nicht stammesspezifische Anforderungen zu geringfügig anderen Reaktionen auf die herrschende Temperatur und andere Aussenbedingungen führen könnten. Auch ein Einfluss der zweiten Art auf die Bedürfnisse eines Stammes ist nicht auszuschliessen.

Für *Tribolium*, eine Mehlkäfergattung, ist bekannt, dass die Konkurrenz zwischen zwei Arten, *T.confusum* (Duval) und *T.castaneum*, (Herbst) mal zugunsten der einen, mal der anderen Art ausgeht, wenn die Aussenbedingungen für beide nicht optimal sind (Park 1954). Vielleicht könnten ähnliche Voraussetzungen zu den unterschiedlichen Populationsgrössen bei BG-RIO und BT-P in den verschiedenen Versuchen geführt haben.

Nicht zuletzt spielen die Ausgangszahlenverhältnisse der Arten zueinander eine wichtige Rolle. Sie können bei *B.glabrata* und *B.straminea* die Zeitspanne bestimmen, in der eine Verdrängung stattfindet (Michelson & Dubois 1979). Auch das Ergebnis einer Verdrängung könnte durch die Ausgangszahlenverhältnisse beeinflusst werden.

Ohne dass die Ursache der Verdrängung klar wäre, wurde die Wirkung unter Reduktion der Nachwuchszahlen bei der verdrängten Art erreicht. Das schwache bis völlig ausbleibende Populationswachstum der unterlegenen Art, meist *B.tenagophila*, lag nicht an erhöhter Adultenmortalität, sondern an der geringen Zahl sich entwickelnder Nachkommen. Wie aus Tab. 14 ersichtlich, brachte die überlegene Art stets wesentlich mehr Nachkommen hervor als die unterlegene, bei der diese sogar vollständig fehlen konnten. Eine die Reproduktion unterdrückende Wirkung wird auch von *Helisoma* auf *Biomphalaria* berichtet (Frandsen &

Christensen 1977, Frandsen & Madsen 1979, Madsen & Frandsen 1979). Michelson & Dubois (1979) ermittelten eine durch geringere Reproduktionsrate der *B.glabrata*-Population sowie höhere Schlüpfrate der *B.straminea*-Population begründete Verdrängung der *B.glabrata* durch *B.straminea*. Hieraus wird deutlich, dass eine Reproduktionsrate stets im Verhältnis zu derjenigen der konkurrierenden Art gesehen werden muss. Die in meinen Versuchen aufgetretene hohe Reproduktionsrate bei *B.glabrata* bedeutet in Mischhaltung mit *B.tenagophila* vielleicht den entscheidenden Vorteil. Gegenüber anderen Arten oder unter anderen Bedingungen kann sie jedoch unter der Reproduktionsrate der konkurrierenden Art liegen und für den Erfolg von *B.glabrata* letztlich nicht ausreichen.

Die Verringerung der Nachkommenzahl bei der unterlegenen Art ist ein "Symptom"; die Ursache kann in verschiedenen Mechanismen begründet liegen. Das von Madsen (1979b) beobachtete mechanische Einwirken von *Helisoma* auf Eigelege und Jungschnecken von *Biomphalaria* kann nicht als Erklärung für meine Versuchsergebnisse herangezogen werden, denn in Versuchen N, O, P, T, U, V waren die Arten räumlich getrennt, und so nicht in der Lage, sich mechanisch zu stören. Zudem wurde auch bei räumlicher Vermischung beider Populationen nie Frass an Laich oder Jungtieren durch Adulte der anderen Art beobachtet.

Auch Nahrungskonkurrenz, wie von Madsen (1979a) vermutet, kann auf Grund der Überschuss-Fütterung in allen Aquarien nicht ausschlaggebend gewesen sein. Auch Michelson & Dubois (1979) fanden bei Verdrängung zwischen *B.glabrata* und *B.straminea* keine Hinweise auf Nahrungskonkurrenz.

Eine Verknappung der Mineralstoffe im Wasser sollte in meinen Versuchen durch den wöchentlichen Wasserwechsel verhindert werden. Nur der bei einer Art vielleicht wesentlich effektivere Entzug der Mineralien aus dem Wasser könnte durch Verknappung einzelner Bestandteile zum Nachteil der anderen Art geführt haben. Es erscheint jedoch unwahrscheinlich, dass dies bereits in den ersten Versuchswochen, bei relativ geringen Schneckenzahlen, so

starke Auswirkungen haben könnte, dass die Reproduktion einer Art, wie beobachtet, unterdrückt würde.
Eine weitere Erklärungsmöglichkeit für die verringerte Reproduktionsrate könnte ein von den Schnecken produzierter Stoff sein, der auch bei räumlicher Trennung durch Wasserzirkulation alle Tiere erreichen kann. Bei Übervölkerung eines Lebensraumes wirken solche Stoffe innerartlich hemmend auf Wachstum und Reproduktion (Berrie & Visser 1963, Thomas 1973). Mandahl-Barth (1970) und Abdallah & Nasr (1973) vermuten die Produktion eines Stoffes durch *Helisoma*, der hemmend auf die Entwicklung einer schwächeren Art wirkt. Auch könnten die Ausscheidungen beider Arten zusammen die Lebensbedingungen im Aquarium zum stärkeren Nachteil der dagegen empfindlicheren Art verändern.
Neben den bereits erwähnten möglichen Erklärungen für die Verdrängungsphänomene könnte ein zusätzlicher Faktor die von Brockes (1981) festgestellten starken Gehäuseschäden von *B.tenagophila* in Mischhaltung mit *B.glabrata* sein. Die Fähigkeit, diese Gehäuseschäden zu reparieren, war bei *B.tenagophila* schlechter entwickelt als bei *B.glabrata*, die ohnehin seltener davon betroffen war. Dies führte zu stärkerer Beeinträchtigung der *B.tenagophila*, bis hin zu erhöhter Mortalität (Meier-Brook et al., in Druck). In meinen Aquarien konnte ich den grundsätzlich schlechteren Zustand der *B.tenagophila*-Gehäuse nur in einigen Aquarien beobachten. Ein direkter Zusammenhang zwischen Verdrängung und Schalenschäden wurde jedoch nirgends deutlich. Dennoch ist denkbar, dass die Unfähigkeit der *B.tenagophila*, Gehäuseschäden dauerhaft zu reparieren, zu erhöhter Mortalität bei älteren Tieren führen könnte, und somit ein den Konkurrenzausgang mitbestimmender Faktor sein kann. Da sich der Vorteil der überlegenen Art bereits in den ersten 10 Versuchswochen manifestierte, können die Gehäuseschaden nur einen zusätzlich schwächenden Faktor im weiteren Verlauf der Populationsentwicklung darstellen, und nicht schon zu Beginn ausschlaggebend sein, da sie so früh noch kein bedrohliches Ausmass annehmen.

4.2.4. Infektionsraten bei *Biomphalaria tenagophila*

Obwohl alle Versuche der Versuchsreihe I auf völlige Unempfänglichkeit der *B.tenagophila*-Stämme hindeuteten, traten in Versuchsreihe II einige Fälle erfolgreicher Infektionen bei *B.tenagophila* auf. Die Besonderheit an Versuchsreihe II war die wiederholte Miracidiengabe über 20 Wochen. Dadurch konnten Schnecken in verschiedenem Alter von Miracidien penetriert werden. Eine altersabhängige Empfänglichkeit, wie sie für *B.glabrata* beschrieben wurde (Richards 1973 & 1984, Anderson & Crombie 1984), erscheint hier jedoch wenig wahrscheinlich, da dafür infizierte *B.tenagophila* wiederum zu selten auftraten. Es ist eher an Veränderungen in einzelnen Schnecken zu denken, z.B. individuelle Defekte in einem Stoffwechsel- oder Syntheseweg, die dann bessere Entwicklungsbedingungen für den Parasiten zur Folge hätten, sei es durch ein günstigeres physiologisches Umfeld oder durch Schwächung der Abwehr. Selbst in solchen Schnecken, in denen eingedrungene Miracidien sich entwickeln konnten, waren die Bedingen für den Parasiten nicht sehr gut. Dies wurde in der im Vergleich zu *B.glabrata* wesentlich geringeren Cercarienproduktion von infizierten *B.tenagophila* deutlich.

4.2.5. Gesamtinfektionsraten der Mischhaltungen

Einige Mischhaltungen wiesen signifikant erniedrigte Gesamtinfektionsraten auf.
Die in Mischaquarien S und V2 verringerte Infektionsrate könnte auf eine decoy-Wirkung der *B.tenagophila* zurückzuführen sein, wie sie in long-channel-Versuchen von Kastenholz & Meier-Brook (1982) und Chernin (1968) für *Stagnicola* beobachtet wurde. Auch Laracuente et al. (1979) berichten von erfolgreichen decoy-Versuchen mit verschiedenen Schneckenarten und *B.glabrata*. In Versuchen 1, 2 und 5 der Versuchsreihe I waren für *B.tenagophila* hohe Penetrationsraten und eine mögliche Bevorzugung dieser Art durch die Miracidien festgestellt worden.
Eine weitere Ursache für die verringerten Infektionsraten

in einigen Aquarien könnte in einer Entwicklungshemmung der Cercarien oder früherer Stadien liegen, die nicht auf Abwehr seitens der parasitierten Schnecke beruht. Frandsen & Christensen (1977) berichten von einer Verringerung des Cercarienaustosses bei *B.glabrata* in Konkurrenz mit *Helisoma duryi*. Für diesen Effekt müsste eine Wirkung von *Helisoma* auf Stoffwechselvorgänge bei *B.glabrata* angenommen werden. Sollte *B.tenagophila* in der Lage sein, eine solche Wirkung auf *B.glabrata* auszuüben, wäre es vorstellbar, dass bei Individuen mit einer schwachen Infektion die Cercarienausscheidung vollständig unterbunden wird. Ob allerdings eine solche Wirkung auf die Entwicklungsvorgänge des Parasiten durch so geringe *B.tenagophila*-Zahlen ausgeübt werden kann, erscheint zweifelhaft.

Um Woche 7 bis 15 wurde in vielen Aquarien ein Absinken der Infektionsraten beobachtet. Dies ist auf das Aufkommen an Jungschnecken zurückzuführen. Die ab 3mm grossen Schnecken wurden zur Ermittlung der Populationsgrösse bereits miterfasst, konnten aber im Falle einer Infektion noch nicht als positiv gewertet werden, da sie sich noch in der Präpatenz befanden. Die signifikant erniedrigte Infektionsrate in W2 ist wahrscheinlich hierauf zurüchzuführen. Der Versuch wurde so früh beendet, dass die Manifestation der Infektion bei den in den ersten Versuchswochen zahlreich erscheinenden Nachkommen noch nicht erfasst werden konnte.

4.2.6. Bedeutung der Ergebnisse für die Bekämpfung der Zwischenwirtsschnecken

Es sollte in Versuchsreihe II die Möglichkeit einer Verdrängung der *Schistosoma*-übertragenden Schnecke durch unempfängliche Schnecken geprüft werden.

Die Grundvoraussetzung, dass *B.tenagophila* nicht mit dem verwendeten *Schistosoma*-Stamm infizierbar war, hatte sich nach den Ergebnissen der Versuchsgruppe I erfüllt. Selbst nach Ermittlung von geringen Infektionsraten für diese Schnecke in Versuchsgruppe II erscheint sie für eine

Übertragung und Aufrechterhaltung des Zyklus auf Grund der sehr niedrigen Infektionsraten und Cercarienproduktion nicht geeignet. *B.glabrata* erreicht im Labor wesentlich höhere Befallsraten, als im Freiland beobachtet werden (Anderson & May 1979, Basch 1976). Folglich sind auch für *B.tenagophila* nochmals erniedrigte Infektionsraten im Freiland zu erwarten.
Die Gründe für den geringeren Befall von Freilandschnekken liegen wahrscheinlich in einer verminderten Penetrationschance der Miracidien, die durch eine Vielzahl von Faktoren bewirkt wird. So kann die Penetration in ungeeignete Objekte wie Pflanzen, Insekten- oder Amphibienlarven oder andere kleine Wassertiere (Upatham & Sturrock 1973, Chernin & Perlstein 1971), eine Verringerung der Miracidiendichte durch Räuber, wie *Chaetogaster limnaei* (Michelson 1964b), Salzgehalt, pH und Turbulenz (Sturrock & Upatham 1973) sowie die Temperatur des Wassers (Purnell 1966, Foster 1964) die Penetrationsrate der Miracidien in Zwischenwirtsschnecken verringern. Auch eine stärkere Belastung der Schnecken durch Umwelteinflüsse und damit verbundene erhöhte Mortalität unter den Infizierten könnten eine Rolle spielen. Unter Berücksichtigung dieser Punkte kann man *B.tenagophila* wohl als bedeutungslos für die Übertragung des verwendeten *Schistosoma mansoni*-Stammes ansehen.
Für die Verringerung der Übertragungsrate von Schnecke auf Endwirt könnte sie jedoch eine Rolle spielen. Hierzu bestehen zwei theoretische Möglichkeiten:

a) Verdrängung der *B.glabrata*-Population durch *B.tenagophila*, dadurch Unterbrechung des Übertragungszyklus von *Schistosoma mansoni*.
Da in den vorliegenden Versuchen die vollständige Verdrängung von *B.glabrata* nie beobachtet wurde, fällt diese Möglichkeit für die untersuchten Stämme wahrscheinlich weg.
b) Koexistenz von *B.glabrata* und *B.tenagophila*, dadurch Verringerung der Gesamtinfektionsrate und des Übertra-

gungspotentials, unter Umständen unter einen kritischen Schwellenwert (Macdonald 1965).
Ist eine dauerhafte Koexistenz beider Arten möglich, so ist bei gleichbleibender Miracidiendichte eine Erniedrigung der Gesamtinfektionsrate im Vergleich zur reinen *B.glabrata*-Population zu erwarten.
Durch den Anteil der unempfänglichen Schnecken in der Gesamtpopulation könnte dieser Punkt vielleicht ohne Veränderung der Miracidienzahl, durch Abfangen der Miracidien in ungeeigneten Schnecken, erreicht werden.
Frandsen (1976) fand eine um 95% verringerte Cercarienproduktion bei *Biomphalaria* in Laborversuchen mit Mischhaltung von *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss) und *Helisoma duryi*. Diese Ergebnisse verdeutlichen, dass schon eine Verschiebung des Populationsanteils der Arten zu einer entscheidenden Verringerung der Übertragungswahrscheinlichkeit führen kann.
Koexistenz zwischen empfänglichen und unempfänglichen *Biomphalaria*-Arten erwies sich in meinen Versuchen, wenigstens über 20 Wochen, als möglich. Bei einigen Kombinationen waren die Individuenzahlen einer Art so niedrig, dass eine dauerhafte Koexistenz wenig wahrscheinlich erschien, andere jedoch wiesen ausgewogenere Verhältnisse auf.
Unter den Mischhaltungen mit Miracidien kann mit Sicherheit nur bei BG-A + BT-P (W) eine Koexistenz ausgeschlossen werden. Unter den restlichen Versuchen sind die erfolgversprechendsten Kombinationen BG-RIO + BT-A (S), BG-RIO + BT-P (V) und BG-BH + BT-A (R).
Die Infektionsraten dieser Versuche waren in Versuchen S1 und V2 gegenüber der reinen *B.glabrata*-Population signifikant (auf etwa ein Drittel) erniedrigt (siehe Tab. 15) und entsprachen insofern der Forderung nach Senkung des Übertragungspotentials.
Auch in T1 und W2 wurde eine signifikante Erniedrigung der Infektionsrate ermittelt, ohne dass jedoch eine Koexistenz möglich erschien, da die *B.tenagophila*-Populationen im Versuchsverlauf ausstarben.

Unter den geprüften Stämmen von *B.glabrata* und *B.tenagophila* erwiesen sich demnach BG-RIO mit BT-A oder BT-P und BG-BH mit BT-A als die günstigsten Kombinationen, um die Gesamtinfektionsrate bei Koexistenz zu verringern.
Unter den miracidienfreien Versuchsaquarien erschien eine Koexistenz von BG-RIO oder BG-A mit BT-A (Versuche M und N) möglich. Dass BG-RIO auch mit BT-P (Versuch P2) koexistieren könnte, ist unwahrscheinlich, kann jedoch nicht völlig ausgeschlossen werden. Die Ergebnisse dieser Haltungen ohne Miracidien sind nur insofern von Bedeutung, als daraus eventuell Schlüsse für noch parasitenfreie Gebiete gezogen werden könnten. Bei der zur Zeit beobachteten Verbreitung der Bilharziose in Brasilien (Machado 1982) wäre denkbar, dass eine Förderung der Ausbreitung unempfänglicher Biomphalarien in gefährdeten Gebieten vorbeugend gegen eine weitere Ausbreitung des Parasiten wirken könnte.

Aus Versuchsreihe II lassen sich Tendenzen der interspezifischen Konkurrenz zwischen *B.glabrata* und *B.tenagophila* ablesen. Obwohl viele im Freiland wirksame Faktoren ausser Acht gelassen werden mussten oder nicht zum Tragen kommen konnten, scheinen die Abläufe bei der Verdrängung im Freiland ähnlich wie im Labor zu sein. Es wurden ebenso verschiedene Verdrängungsergebnisse beobachtet, wie aus dem Freiland berichtet werden. Die Versuchsergebnisse haben stammesspezifische Unterschiede in der Wechselwirkung der Arten deutlich gemacht, die eine Aussage über die Konkurrenz zweier Arten in Mischhaltung nur für die im Versuch eingesetzten Stämme gelten lässt.

4.2.7. Ausblick

In Versuchsreihe I wurden keinerlei infizierte *B.tenagophila* gefunden. Dass unter Umständen doch eine Entwicklung des Parasiten in dieser Art stattfindet, wurde in Versuchsreihe II deutlich. Die Frage, wann und wie die Entwicklung des eingedrungenen Miracidiums gestoppt oder behindert wird, konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht

bearbeitet werden. Histologische Studien müssten über Art und Zeitpunkt der Entwicklungsunterdrückung, und des möglichen Mechanismus Auskunft geben.
Bei *B.glabrata* ist die Empfänglichkeit für *S.mansoni* genetisch festgelegt (Richards 1973). Es wäre interessant zu prüfen, ob man bei *B.tenagophila* einen Stamm mit höherer Empfänglichkeit herauszüchten kann. Dadurch wäre ein Vergleich der Entwicklung des Parasiten in *B.tenagophila* und *B.glabrata* (Pan 1965, Kastenholz 1984) möglich.

In den Koexistenzversuchen wurde stets mit der gleichen Ausgangszahl bei beiden Arten begonnen. Um festzustellen, ob und gegebenenfalls ab welchem Zahlenverhältnis, die *B.tenagophila*-Population sich gegenüber der *B.glabrata*-Konkurrenz behaupten kann, wären Versuche mit unterschiedlichen Ausgangszahlenverhältnissen der Arten nötig.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Das Verhalten der beiden brasilianischen Zwischenwirte von *Schistosoma mansoni*, *Biomphalaria glabrata* und *B.tenagophila*, zueinander wurde untersucht und der mögliche Einfluss einer Anwesenheit des Parasiten im Ökosystem im Labor getestet.

I. Beziehungen des Parasiten zu den Zwischenwirtsstämmen wurden -zunächst isoliert, dann in Wahlversuchen- geprüft.

1. Drei untersuchte *Biomphalaria glabrata*- und zwei *B.tenagophila*-Stämme wurden alle von *Schistosoma mansoni*-Miracidien (Belo Horizonte Stamm) penetriert.
2. Die meisten Miracidien penetrierten sehr schnell, spätestens bis 2.5 Std. nach Expositionsbeginn.
3. *B.tenagophila* war bei einmaliger Exposition mit verschiedenen Miracidiendosen nicht infizierbar. Für *B.glabrata* wurden Infektionsraten zwischen 42% und 92% ermittelt.
4. Die Mortalität beider Arten stieg mit zunehmender Miracidiendosis (1-8 Miracidien, einmalige Exposition) an. Dabei lag die Mortalität der *B.tenagophila*-Stämme signifikant über der von *B.glabrata*.
5. Bei unimiracidieller Exposition eines Schneckenpaares *B.glabrata*/*B.tenagophila* drangen prozentual mehr Miracidien jeweils in die *B.tenagophila*-Schnecke ein.
6. In vitro Versuche zur Beweglichkeit und Überlebensfähigkeit von Miracidien in Schneckenhämolymphe ergaben artspezifische Unterschiede. In *B.glabrata* blieben Miracidien über 90 Minuten unbeeinflusst, während sie in *B.tenagophila*-Hämolymphe bereits nach 30 bis 45 Minuten in ihrer Bewegung und Überlebensfähigkeit beeinträchtigt waren.

II. Die Populationsentwicklung der beiden Schnecken-Arten wurde in Rein- und Mischhaltung, ohne und mit Miracidien untersucht.

1. Ein Einfluss von *S.mansoni*-Miracidien auf die Populationsentwicklung konnte bei Reinhaltung der verschiedenen Stämme nur für einen *B.tenagophila*-Stamm (BT-A) festgestellt werden. Hier wurde ein negativer Einfluss der Miracidien auf das Populationswachstum deutlich.
2. Der Einfluss der Miracidien auf die Populationsentwicklung in Mischhaltung unterschied sich zum Teil deutlich von den Ergebnissen der Reinhaltungsversuche.
3. Bei Mischhaltung der beiden Arten konnte sich meist die *B.glabrata*-Population gut gegenüber *B.tenagophila* behaupten. Es kam in keinem Fall zur völligen Verdrängung von *B.glabrata*; dagegen wurde *B.tenagophila* in der Mehrzahl der Stammes-Kombinationen durch *B.glabrata* verdrängt. Nur in wenigen Kombinationen konnte eine Koexistenz der beiden Arten für die Dauer von 5 Monaten beobachtet werden.
4. Der Ausgang der Populationsentwicklungsversuche in Mischhaltung manifestierte sich in den ersten 9 Wochen. Dabei spielte die Vermehrungsrate der betreffenden Stämme, nicht aber die Mortalität der Adulten, die ausschlaggebende Rolle.
5. Eine eindeutige Herabsetzung der Gesamtinfektionsrate bei gemeinsamer Haltung von empfänglichen *B.glabrata* mit unempfänglichen *B.tenagophila* wurde in einigen Versuchsansätzen beobachtet. Hieraus wird auf einen erheblichen decoy-effect der *B.tenagophila* geschlossen.

6. SUMMARY

Laboratory studies on the interaction of populations of the two Brazilian intermediate host snails of *Schistosoma mansoni*, *Biomphalaria glabrata* and *B.tenagophila*, were carried out. Special interest was dedicated to the possible influence of the parasite's presence in the ecological system.

I. Interactions between parasite and snail strains.

1. The three strains of *B.glabrata* and two strains of *B.tenagophila* tested were all readily penetrated by *Schistosoma mansoni* miracidia (Belo Horizonte strain).
2. Most miracidia penetrated shortly after exposure to snails. No penetrations were observed later than 2.5 hours after start of experiments.
3. Exposing *B.tenagophila* to different numbers of miracidia resulted in no infection success. Infection rates between 42% and 92% were achieved in *B.glabrata*.
4. Snail mortality increased with rising numbers of miracidia (1-8 miracidia, single exposure) in both snail species. Mortality in the *B.tenagophila* strains lay significantly higher than in the *B.glabrata* strains.
5. In experiments with unimiracidial exposure of snail pairs consisting of one *B.glabrata* and one *B.tenagophila* the *B.tenagophila* snail was more frequently penetrated than the *B.glabrata* individual.
6. In vitro experiments on the survival of miracidia in snail hemolymph showed clear differences between the two snail species. Miracidia observed in *B.glabrata* hemolymph stayed unaffected for over 90 minutes, while those in *B.tenagophila* hemolymph were restricted in their movement and viability as early as 30-45 minutes after begin of the experiment.

II. The population development in the two snail species in mono- and mixed-cultures, with and without the presence of miracidia.

1. Of all five strains, only one strain of *B.tenagophila* (BT-A) was influenced in its population development by the parasite. The presence of miracidia led to reduced population growth in this strain.
2. The influence of miracidia upon mixed-culture populations was, in some cases, clearly different to the results obtained in mono-cultures of the respective strains.
3. In mixed culture experiments the stronger position of the *B.glabrata* species became evident in achievement of populations larger than in *B.tenagophila*. *B.glabrata* was never completely eliminated in mixed-culture aquaria, but frequently suppressed *B.tenagophila*. Only in few combinations of strains was a coexistence of the two species observed during the experimental period of 5 months.
4. The development in the first 9 weeks of coexistence experiments decided over the final result. The determining factor was the reproduction rate of strains. Adult mortality played no role.
5. In mixed cultures of susceptible *B.glabrata* with insusceptible *B.tenagophila* total infection rates in some experimental groups were clearly reduced.

7. LITERATURVERZEICHNIS

Abdallah, A., Nasr, T. (1973):
Helisoma duryi as a means of biological control of schistosomiasis vector snails
J. Egypt. Med. Ass. 56: 514-520

Anderson, R.M. (1978):
Population dynamics of snail infection by miracidia
Parasitology 77: 201-224

Anderson, R.M. & Crombie, J. (1984):
Experimental studies of age-prevalence curves for Schistosoma mansoni infections in populations of Biomphalaria glabrata
Parasitology 89(1): 79-105

Anderson, R.M. & May, R.M. (1979):
Prevalence of schistosome infection within molluscan populations: observed patterns and theoretical predictions
Parasitology 79(1): 63-94

Anderson, R.M., Mercer, J.G., Wilson, R.A. & Carter, N.P. (1982):
Transmission of Schistosoma mansoni from man to snail: Experimental studies of miracidial survival and infectivity in relation to larval age, water temperature, host size and host age
Parasitology 85: 339-360

Asch, H.L. (1972):
Rhythmic emergence of Schistosoma mansoni cercariae from Biomphalaria glabrata. Control by illumination
Exp. Parasitol. 31: 350-355

Barbosa, F.S. (1973):
Possible competitive displacement and evidence of hybridization between two Brazilian species of planorbid snails
Malacologia 14: 401-408

Basch, P.F. (1976):
Parasitological Review. Intermediate host specifity in Schistosoma mansoni
Exp. Parasitol. 39: 150-169

Becker, W. (1970):
Untersuchungen über die aus der Muttersporocyste auswandernden Tochtersporocysten von Schistosoma mansoni
II. Die Wanderung dieser Stadien zur Mitteldarmdrüse
Z. Parasitenkd. 34: 226-241

Benex, J. & Lamy, L. (1959):
Immobilisation des miracidiums de Schistosoma mansoni par des extraits de planorbes
Bull. Soc. Pathol. Exot. 52: 188-193

Berrie, A.D. & Visser, S.A. (1963):
Investigations of a growth-inhibiting substance affecting a natural population of freshwater snails
Physiol. Zool. 36: 167-173

Brockes, H. (1981):
Versuche zum Konkurrenzverhalten zwischen Biomphalaria glabrata und Biomphalaria tenagophila (Gastropoda, Planorbidae)
Zulassungsarbeit, 33 S., Tübingen

Brooks, C.P. (1953):
A comparative study of Schistosoma mansoni in Tropicorbis havanensis and Australorbis glabratus
J. Parasitol. 39: 159-165

Brooks, W.M. (1969):
Molluscan immunity to metazoan parasites
In: Immunity to Parasite Animals, Vol. 1: 149-171
Appleton Century Crofts

Cavalli-Sforza, L. (1969):
Biometrie. Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik
Fischer Verlag, Stuttgart, 211 S.

Cheng, T.C. & Garrabrant, T.A. (1977):
Acid phosphatase in granulocyte capsules formed in strains of Biomphalaria glabrata totally and partially resistant to Schistosoma mansoni
Int. J. Parasitol. 7: 467-472

Chernin, E. (1968):
Interference with the capacity of Schistosoma mansoni miracidia to infect the molluscan host
J. Parasitol. 54: 509-516

Chernin, E. & Antolics, V.M. (1975):
Penetrative capacity of Schistosoma mansoni miracidia
J. Parasitol. 63(3): 560-561

Chernin, E. & Perlstein, J.M. (1969):
Further studies on interference with the host-finding capacity of Schistosoma mansoni miracidia
J. Parasitol. 55: 500-508

Chernin, E. & Perlstein, J.M. (1971):
Protection of snails against miracidia of Schistosoma mansoni by various aquatic invertebrates
J. Parasitol. 57(2): 217-219

Christie, J.D., Edward, J., Goolaman, K., James, B.O., Simon, J., Dugat, P.S. & Treinen, R. (1981):
Interactions between St. Lucian Biomphalaria glabrata and Helisoma duryi, a possible competitor snail, in a semi-natural habitat
Acta Trop. 38(4): 395-417

Coelho, M.V. (1962):
Suscetibilidade de Australorbis tenagophilus a infeccao por Schistosoma mansoni
Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo 4: 289-295

Coimbra, C.E.A. Jr. (1981):
Suscetibilidade a infeccao pelo Schistosoma mansoni de Biomphalaria glabrata e Biomphalaria tenagophila do Distrito Federal, Brasil
Rev. Saude Publica 15(5): 485-489

Coutinho, F.A.B., Griffin, M. & Thomas, J.D. (1981):
A model of schistosomiasis incorporating the searching capacity of the miracidium
Parasitology 82: 111-120

Evans, N.A. (1985):
Experimental observations on the transmission of Schistosoma maghrebowiei miracidia
Int. J. Parasitol. 15(4): 361-364

Everz, D. (1980):
Über die Möglichkeiten zur biologischen Bekämpfung der Bilharziose durch konkurrierende Schnecken am Beispiel der Planorbiden Helisoma duryi, Biomphalaria alexandrina und Biomphalaria glabrata
Dissertation, Bonn 1980

Foster, R. (1964):
The effect of temperature on the development of Schistosoma mansoni Sambon 1907 in the intermediate host
J. Trop. Med. Hyg. 67: 289-292

Frandsen, F. (1976):
The suppression, by Helisoma duryi, of the cercarial production of Schistosoma mansoni-infected Biomphalaria pfeifferi
Bull. WHO 53: 385-390

Frandsen, F. & Christensen, N.Ø. (1977):
Effect of Helisoma duryi on the survival, growth and cercarial production of Schistosoma mansoni-infected Biomphalaria glabrata
Bull. WHO 55(5): 577-580

Frandsen, F. & Madsen, H. (1979):
A review of Helisoma duryi in biological control
Acta Trop. 36: 67-84

Gause, G.F. (1933-34):
Über die Konkurrenz zwischen zwei Arten
Zool. Anz. 105: 219-222

Granath, W.O. Jr. & Yoshino, T.P. (1983):
Lysosomal enzyme activities in susceptible and refractory strains of Biomphalaria glabrata during the course of infection with Schistosoma mansoni
J. Parasitol. 69(6): 1018-1026

Granath, W.O. Jr. & Yoshino, T.P. (1984):
Schistosoma mansoni: Passive transfer of resistance by serum in the vector snail, Biomphalaria glabrata
Exp. Parasitol. 58: 188-193

Grundner-Culemann, E. (1983):
Gehäuseschäden bei Bilharziosezwischenwirten der Gattung Biomphalaria (Gastropoda, Planorbidae) und ihre mögliche Bedeutung für zwischenartliche Suppression
Zulassungsarbeit, 48S., Tübingen

Haas, W. (1985):
II. Anwendungsbezogene zoologische Grundlagenforschung. Bilharziose: die biologische und biotechnische Bekämpfung einer Tropenkrankheit
Verh. Dtsch. Zool. Ges. 78: 45-60

Iarotski, L.S. & Davis, A. (1981):
The schistosomiasis problem in the world. Results of a WHO questionnaire survey
Bull. WHO 59: 115-127

Joky, A. (1982):
Les amoebocytes de Biomphalaria glabrata; role dans les reactions de defense du mollusque
Dissertation, 60 S., Paris

Jordan, P., Christie, J.D. & Unrau, G.O. (1980):
Schistosomiasis transmission with particular reference to possible ecological and biological methods of control. A review
Acta Trop. 37: 95-135

Kastenholz, H.-D. (1984):
Schistosoma mansoni (Trematoda) in Biomphalaria glabrata (Gastropoda): Die Änderung der Reaktionslage des Zwischenwirts und ihre Wirkung auf die Weiterentwicklung der Miracidien
Dissertation, TÜbingen 1984, 84 S.

Kastenholz, H.-D. & Meier-Brook, C. (1982):
The relations between Schistosoma mansoni miracidia and a lymnaeid snail
Malacologia 22(1-2): 77-80

Kawazoe, U. (1976):
Alguns aspectos da biologia de Biomphalaria glabrata (Say, 1818) e Biomphalaria tenagophila (d`Orbigny, 1835) (Pulmonata, Planorbidae) I.Duracao do periodo embrionario
Rev. Saude Publica 10(1): 57-64

Kloos, H. & McCullough, F.S. (1985):
Ethiopian plants with proven and suspected molluscicidal activity: a new approach in plant evaluation.
J. Trop. Med. Hyg. 88: 189-196

Kuntz, R.E. (1978):
Different species and geographical strains of Biomphalaria as host for Schistosoma mansoni (Saudi Arabian strain)
J. Parasitol. 64(5): 940-941

Laracuente, A., Brown, R.A. & Jobin, W. (1979):
Comparison of four species of snails as potential decoys to intercept Schistosoma miracidia
Am. J. Trop. Med. Hyg. 28(1): 99-105

Lie, K.J. (1982):
Survival of Schistosoma mansoni and other trematode larvae in the snail Biomphalaria glabrata. A discussion of the interference theory
Trop. Geogr. Med. 34(2): 111-122

Lie, K.J., Heynemann, D. & Richards, C.S. (1977):
Schistosoma mansoni: Temporary reduction of natural resistance in Biomphalaria glabrata induced by irradiated miracidia of Echinostoma paraensei
Exp. Parasitol. 43: 54-62

Lie, K.J., Jeong, K.H. & Heynemann, D. (1974):
Tissue reactions induced by Schistosoma mansoni in Biomphalaria glabrata
Ann. Trop. Med. Parasitol. 74: 157-166

Lie, K.J., Jeong, K.H. & Heynemann, D. (1980):
Inducement of miracidia-immobilizing-substance in the hemolymph of Biomphalaria glabrata
Int. J. Parasitol. 10(3): 183-188

Loker, E.S. & Bayne, C.J. (1982):
In vitro encounters between Schistosoma mansoni primary sporocysts and hemolymph components of susceptible and resistant strains of Biomphalaria glabrata
Am. J. Trop. Med. Hyg. 31(5): 999-1005

Macdonald, G. (1965):
The dynamics of helminth infections with special reference to schistosomes
Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg. 59(5): 489-506

Machado, P.A. (1982):
The Brazilian program for schistosomiasis control 1975-1979
Am. J. Trop. Med. Hyg. 31(1): 76-86

Madsen, H. (1979a):
Further laboratory studies on the interspecific competition between Helisoma duryi (Wetherby) and the intermediate host of Schistosoma mansoni Sambon: Biomphalaria alexandrina (Ehrenberg) and Biomphalaria camerunensis (Boettger)
Hydrobiologia 66(2): 181-192

Madsen, H. (1979b):
Preliminary observations on the role of conditioning and mechanical interference with egg masses and juveniles in the competitive relationships between Helisoma duryi (Wetherby) and the intermediate host of Schistosoma mansoni Sambon: Biomphalaria camerunensis (Boettger)
Hydrobiologia 67(3): 207-214

Madsen, H. & Frandsen, F. (1979):
Studies on the interspecific competition between Helisoma duryi (Wetherby) and Biomphalaria camerunensis (Boettger). Size-weight relationships and laboratory competition experiments
Hydrobiologia 66(1): 17-23

Mandahl-Barth, G. (1970):
Biological control of bilharzial snails by Helisoma
OAU Symposium on Schistosomiasis, Addis Ababa 1970

Mason, P.R. & Fripp, P.J. (1976):
Analysis of the movements of Schistosoma mansoni miracidia using darkground photography
J. Parasitol. 62: 721-727

McCullough, F.S. (1981):
Biological control of the snail intermediate host of human Schistosomiasis species: a review of its present status and future prospects
Acta Trop. 38(1): 5-13

McMullen, D.B. & Beaver, P.C. (1945):
Studies on schistosome dermatitis IX. The life cycles of three dermatitis-producing schistosomes from birds and a discussion of the subfamily Bilharziellinae (Trematoda: Schistosomatidae)
Am. J. Hyg. 42: 128-155

Meier, M. & Meier-Brook, C. (1981):
Schistosoma mansoni: Effect on growth, fertility, and development of distal male organs in Biomphalaria glabrata exposed to miracidia at different ages
Z. Parasitenkd. 66: 121-131

Meier-Brook, C. (1976):
An improved relaxing technique for molluscs using pentobarbital
Malacol. Rev. 9: 115-117

Meier-Brook, C., Brockes, H. & Grundner-Culemann, E. (im Druck):
Suppression by Biomphalaria glabrata of B.tenagophila in the laboratory and its possible mechanism
Symposium "Applied Malacology" (ed. Th. Kristensen), Edinburgh 1986

Michelson, E.H. (1964a):
Miracidia immobilizing substances in extracts prepared from snails infected with Schistosoma mansoni
Am. J. Trop. Med. Hyg. 13: 36-42

Michelson, E.H. (1964b):
The protective action of Chaetogaster limnaei on snails exposed to Schistosoma mansoni
J. Parasitol. 50: 441-444

Michelson, E.H. (1986):
Preliminary observations on a hemolymph factor influencing the infectivity of Schistosoma mansoni miracidia
Acta Trop. 43: 63-68

Michelson, E.H. & Dubois, L. (1975):
Intraspecific variations in the hemolymph of Biomphalaria glabrata, a snail host of Schistosoma mansoni
Malacologia 15(1): 105-111

Michelson, E.H. & Dubois, L. (1979):
Competitive interaction between two snail hosts of Schistosoma mansoni: Laboratory studies on Biomphalaria glabrata and Biomphalaria straminea
Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo 21(5): 246-253

Michelson, E.H. & Dubois, L. (1981):
An isoenzyme marker possibly associated with the susceptibility of Biomphalaria glabrata populations to Schistosoma mansoni
Acta Trop. 38: 419-426

Neu-Yilik, G. (1984):
Dosisabhängige Überlebenswahrscheinlichkeit von Biomphalaria glabrata (Gastropoda, Planorbidae) nach Infektion mit Schistosoma mansoni (Trematoda) in der Präpatenz
Diplomarbeit, Tübingen

Newton, W.L. (1954):
Tissue response to Schistosoma mansoni in second generation snails from a cross between two strains of Australorbis glabratus
J. Parasitol. 40: 352-355

Pan, C.T. (1965):
Studies on the host-parasite relationship between Schistosoma mansoni and the snail Australorbis glabratus
Am. J. Trop. Med. Hyg. 14(6): 931-976

Pan American Health Organisation (Oct 1968):
A guide for the identification of the snail intermediate hosts of schistosomiasis in the Americas
Scientific Publication No. 168

Paráense, W.L. (1970):
Planorbideos hospedeiros intermediarios dos Schistosoma mansoni
In: Cunha, A.S. (editor), Esqu. mans., Sao Paulo (Sarvier): 13-30

Paraense , W.L., Alencar, J.T.A. & Correa, L.R. (1983):
Distribuicao dos planorbideos e prevalencia da xistosomose mansoni no estado do Espirito Santo
Mem. Inst. Oswaldo Cruz 78(3): 373-384

Paraense, W.L. & Correa, L.R. (1978):
Different susceptibility of Biomphalaria tenagophila populations to infection with a strain of Schistosoma mansoni
J. Parasitol. 64(5): 822-826

Paraense, W.L. & Correa, L.R. (1981):
Observations on two biological races of Schistosoma mansoni
Mem. Inst. Oswaldo Cruz 76(3): 287-291

Park, T. (1954):
Experimental studies of interspecies competition
II.Temperature, humidity, and competition in two species of Tribolium
Physiol. Zool. 27: 177-238

Purnell, R.E (1966):
Host-parasite relationship in schistosomiasis
I. The effect of temperature on the infection of Biomphalaria straminea with Schistosoma mansoni miracidia and of laboratory mice with Schistosoma mansoni cercariae.
Ann. Trop. Med. Parasitol. 60: 90-93

Reichenow, E., Vogel, H. & Weyer, F. (1969):
Leitfaden zur Untersuchung der tierischen Parasiten des menschen und der Haustiere
Barth, Leipzig, 418 S.

Richards, C.S. (1973):
Susceptibility of adult Biomphalaria glabrata to Schistosoma mansoni infection
Am. J. Trop. Med. Hyg. 22: 748-756

Richards, C.S. (1984):
Influence of snail age on genetic variations in susceptibility of Biomphalaria glabrata for infection with Schistosoma mansoni
Malacologia 25(2): 493-502

Rose, S.M. & Rose, F.C. (1965):
The control of growth and reproduction in freshwater organisms by specific products
Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 13: 21-35

Sachs, L. (1984):
Angewandte Statistik
Springer Verlag, 552 S.

Saladin, K.S. (1979):
Behavioral parasitology and perspectives on miracidial host-finding
Z. Parasitenkd. 60: 197-210

Saoud, M.F.A. (1965):
Susceptibilities of various snail intermediate hosts of Schistosoma mansoni to different strains of the parasite
J. Helminthol. 39: 363-376

Senterfit, L.B. (1958):
Immobilization of the miracidia of Schistosoma mansoni by immune sera I. The nature of the reaction as studied in hamster sera
Am. J. Hyg. 68: 140-147

Smyth, J.D. (1976):
Introduction to Animal Parasitology
Hodder & Stoughton, London, 466 S.

Souza, C.P. de, Araujo, N., Madeira, N.G. & Carvalho, O. dos S. (1983):
Suscetibilidada de Biomphalaria tenagophila de Belo Horizonte e adjacencias a infeccao com tres cepas de Schistosoma mansoni
Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo 25(4): 168-172

Standen, O.D. (1951):
Some observations upon the maintainance of Australorbis glabratus in the laboratory
Ann. Trop. Med. Parasitol. 45: 80-85

Sturrock, R.F. & Upatham, E.S. (1973):
An investigation of the interactions of some factors influencing the infectivity of Schistosoma mansoni miracidia to Biomphalaria glabrata
Int. J. Parasitol. 3: 35-41

Sullivan, J.T. & Richards, C.S. (1981):
Schistosoma mansoni NIH-SM-PR-2 strain, in susceptible and non-susceptible stocks of Biomphalaria glabrata: comparative histology
J. Parasitol. 67(5): 702-708

Sullivan, J.T., Richards, C.S., Lie, K.J. & Heyneman, D. (1981):
Schistosoma mansoni, NIH-Sm-PR-2 strain in non-susceptible Biomphalaria glabrata: Protection by Echinostoma paraensei
Int. J. Parasitol. 11(6): 481-484

Thomas, J.D. (1973):
Schistosomiasis and the control of molluscan hosts of human schistosomes with particular reference to possible self-regulatory mechanisms
Adv. Parasitol. 11: 307-394

Thomas, J.D. & Benjamin, M. (1974):
The effects of population density on growth and reproduction of Biomphalaria glabrata (Gastropoda, Pulmonata)
J. Anim. Ecol. 43: 31-50

Thomas, J.D., Goldsworthy, G.J. & Aram, R.H. (1975):
Studies on the chemical ecology of snails: The effect of chemical conditioning by adult snails on the growth of juvenile snails
J. Anim. Ecol. 44: 1-27

Thomas, J.D., Goldsworthy, G.J. & Benjamin, M. (1974):
Chemical conditioning of the environment by the freshwater pulmonate snails (Biomphalaria glabrata) and its effect on growth and natality rates
J. Zool. 172: 443-467

Thomas, J.D., Goldsworthy, G.J. & Benjamin, M. (1975):
Studies on the chemical ecology of Biomphalaria glabrata: the effect of chemical conditioning by the snails kept at various densities on their growth and metabolism
J. Zool. 175: 421-437

Upatham, E.S. & Sturrock, R.F. (1973):
Field investigations on the effect of other aquatic animals on the infection of Biomphalaria glabrata by Schistosoma mansoni miracidia
J. Parasitol. 59: 448-453

Wajdi, N. (1966):
Penetration of the miracidia of Schistosoma mansoni into the snail host
J. Helminthol. 40: 235-244

Williams, C.L., Wessels, W.S. & Gilbertson, D.E. (1984):
Comparison of the rhythmic emergence of Schistosoma mansoni cercariae from Biomphalaria glabrata in different lighting regimens
J. Parasitol. 70(3): 450-452

Wright, C.A. (1960):
The crowding phenomenon in laboratory colonies of freshwater snails
Ann. Trop. Med. Parasitol. 54: 224-232

Wright, C.A. (1974):
Snail susceptibility or trematode inactivity
J. Nat. Hist. 8: 545-548

Wright, W.H. (1973):
Geographical distribution of schistosomes and their intermediate hosts
In: Ansari, N. (editor) Epidemiology and Control of Schistosomiasis (Bilharziasis), 32-249
S. Karger, Basel

AKADEMISCHE LEHRER

Zoologie:

Prof.Dr.D. Ammermann, Prof.Dr.C.-F. Bardele,
Dr.D. Bunke, Dr.F. Dittmann, Dr.V. Dorka,
Prof.Dr.W. Engels, Dr.H. Gaude, Prof.Dr.K.G. Grell,
Priv.Doz.Dr.J. Grunewald, Dr.H. Kleine-Schonnefeld,
Priv.Doz.Dr.H.-J. Lipps, Priv.Doz.Dr.C. Meier-Brook,
Dr.G. Mickoleit, Prof.Dr.H. Netzel, Dr.W. Rähle,
Dr.G. Steinbrück, Prof.Dr.P. Wenk

Genetik:

Prof.Dr.W.F. Haberlandt, Priv.Doz.Dr.H.P. Lange,
Prof.Dr.G.F. Meyer, Priv.Doz.Dr.C. Pelling,
Prof.Dr.H. Ritter, Prof.Dr.W. Seyffert,
Prof.Dr.J. Schmitt, Dr.H. Tichy, Prof.Dr.K. Wöhrmann

Biochemie:

Prof.Dr.J. Guglielmi, Prof.Dr.G. Weitzel

Mikrobiologie:

Prof.Dr.V. Braun, Prof.Dr.H. Zähner

LEBENSLAUF

Name:	Barbara Mercedes van den Boom-Ort geb. van den Boom
geboren:	am 6. November 1954 in Schoost/Friesland
Familienstand:	verheiratet seit 8.2.1985 mit Matthias Ort
Eltern:	Anneliese van den Boom, geb. Frerichs Dr. Günter van den Boom

Schulbildung:

1961	Volksschule Meterstr., Hannover
1961-1963	Privatunterricht, Amman, Jordan
1963-1966	International Community School, Amman, Jordan
1966	Gymnasium Grossburgwedel
1966-1969	Colegio Maya, Guatemala
1969-1970	Colegio Americano de Guatemala
1970-1973	Gymnasium Grossburgwedel
16.5.1973	Reifeprüfung

Praktika:

17.05.73-16.07.73	Krankenpflegepraktikum, Hannover
01.09.73-31.12.73	Bundesanstalt f. Bodenforschung, Hannover (Archiv/Dokumentation, Geomikrobiologie-Labor, Geochemie-Labor)
01.01.74-13.02.74	Sprechstundenhilfe, Dr. Gorka, Hannover

Studium:

SS 1974 - SS 1981	Studium der Biologie, Eberhard-Karls-Universität, Tübingen
08.04.1976	Diplomvorprüfung
WS 1980/81	Diplomhauptprüfungen (Zoologie, Genetik, Biochemie, Mikrobiologie)
bis Nov.1981	Anfertigung der Diplomarbeit unter Anleitung von Dr. C. Meier-Brook, Tropenmedizinisches Institut, Universität Tübingen
ab Sept. 1982	Anfertigung der Dissertation am Tropenmedizinischen Institut